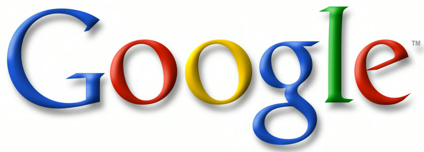
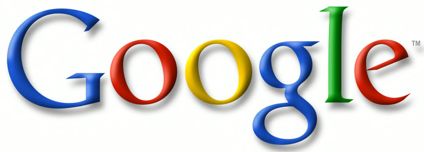
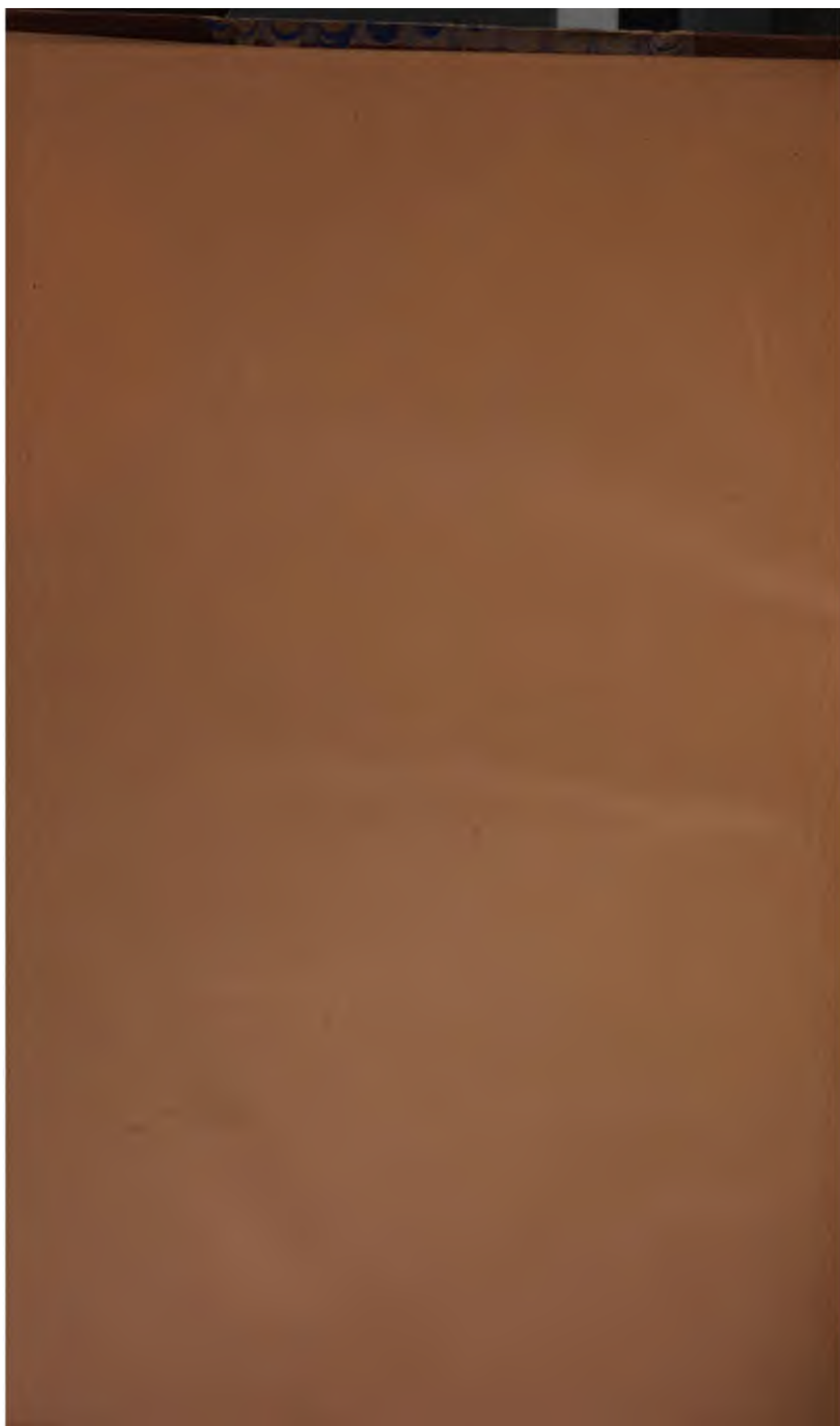






CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

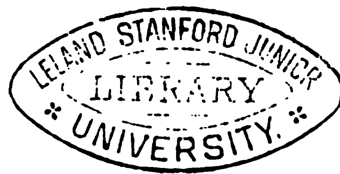


TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.

RECHERCHES

SUR LA

CHALEUR VÉGÉTALE

Par M. GASTON BONNIER.

I. — INTRODUCTION.

Les êtres vivants sont le siège d'un très grand nombre de réactions chimiques ou de changements d'état physique qui se produisent, suivant les cas, avec absorption ou dégagement de chaleur.

Les échanges extérieurs les plus généraux, tels que l'absorption d'oxygène, l'émission d'acide carbonique ou de vapeur d'eau, ayant frappé tout d'abord les chimistes et les physiologistes, on s'est demandé s'ils ne pourraient pas être en rapport direct avec les phénomènes de thermogenèse. Mais on sait maintenant que ces échanges avec le milieu extérieur ne sont que les termes extrêmes d'une chaîne de réactions compliquées qui se produisent à l'intérieur des tissus. Les combinaisons sont tantôt endothermiques, tantôt exothermiques, et il est impossible d'admettre *a priori* que la mesure extérieure d'une réaction déterminée, la respiration par exemple, puisse être proportionnelle à la quantité de chaleur dégagée. Dans ce cas, comme dans tous les autres en physiologie, à mesure que nos connaissances deviennent plus nombreuses, les conditions des phénomènes nous apparaissent comme plus complexes.

Des recherches sur les dégagements de chaleur chez les

animaux ont été entreprises depuis longtemps et deviennent chaque jour plus nombreuses ; je n'ai pas ici à en faire l'historique. Aucune recherche de ce genre n'a été faite à ma connaissance sur les végétaux. Or, si les animaux se prêtent mieux à cette étude à cause de l'intensité que présentent souvent chez eux les échanges calorifiques, il faut remarquer aussi que les mesures, même seulement externes, s'y trouvent compliquées des phénomènes d'excrétion et de réaction extérieurs, qui peuvent être négligés ou annulés en choisissant les végétaux comme sujets d'étude ; en outre, pour ces derniers, la difficulté provenant du travail extérieur se trouve naturellement éliminée.

Plusieurs questions se posent à cet égard, qui intéressent la physiologie générale.

Dans quelle mesure le phénomène respiratoire est-il en rapport avec les quantités de chaleur émise ?

Faut-il considérer de préférence l'émission d'acide carbonique ou l'absorption d'oxygène dans la comparaison à faire entre les échanges gazeux et la thermogenèse ? On ne mesure évidemment pas à l'extérieur toute la chaleur due à la respiration elle-même ; une partie de cette chaleur n'est-elle pas employée pour la formation de substances endothermiques ? Une même quantité de chaleur dégagée correspond-elle aux mêmes phénomènes dans les diverses phases du développement ?

Autant de problèmes dont la solution théorique a pu être entrevue, grâce à des mesures thermo-chimiques faites en dehors de l'organisme, ou grâce à des hypothèses très plausibles, mais dont la solution certaine a besoin de s'appuyer sur des faits positifs et sur des mesures directes.

Certaines questions peuvent être précisées, en prenant pour exemple les végétaux. Il y a lieu de se demander quelle différence on observera entre l'intensité respiratoire et la quantité de chaleur dégagée quand une graine ou un tubercule commence à germer (destruction de réserves en majeure partie) ou quand une graine commence à se former après l'é-

panouissement de la fleur (formation de réserves en majeure partie). Il faudrait rechercher si, pour le même poids, divers composés organiques dégagent plus ou moins de chaleur par rapport à la quantité d'oxygène absorbée, ou suivant le rapport des volumes d'oxygène et d'acide carbonique échangés. C'est ainsi que les graines oléagineuses, dont le quotient respiratoire diffère de celui des graines farineuses, pourront produire des quantités de chaleur très différentes de celles fournies par ces dernières, pour des quantités égales d'acide carbonique produit.

Enfin, ne sera-t-il pas possible, au moyen de nombreuses séries de mesures faites sur le même végétal aux diverses phases de son développement, de voir si la somme des réactions internes, autres que la respiration, est, suivant la phase du développement, endothermique ou exothermique?

Considérons la cellulose, l'amidon, le glucose, pourra-t-on mettre en évidence, par des mesures de ce genre, qu'ils dégagent de la chaleur en se détruisant et qu'ils en absorbent en se formant? Le pourra-t-on également pour les substances grasses et pour les principes albuminoïdes ?

Telles sont les questions que je me suis posées et qui m'ont déterminé à entreprendre ces essais.

On a souvent cherché à mettre en évidence un dégagement de chaleur chez les végétaux, soit en les plaçant simplement en contact avec un thermomètre, soit en se servant d'aiguilles thermo-électriques; mais toutes ces expériences, si intéressantes qu'elles soient à d'autres égards, ne peuvent servir à résoudre aucune des questions que je viens de poser. On ne s'est pas, en effet, proposé dans ces recherches de mesurer la quantité de chaleur dégagée, et comme l'expérimentation a toujours été faite dans des conditions extérieures variables au point de vue thermique, on ne peut pas déduire cette quantité de chaleur des mesures qui ont été faites.

J'ai répété un grand nombre de ces expériences, en me plaçant dans une chambre à température sensiblement cons-

tante et avec des thermomètres extrêmement sensibles mis en contact avec une masse déterminée de graines germées, et j'ai fait voir que, même dans ces conditions, il est impossible de déduire des différences de température la quantité de chaleur dégagée, ou même un nombre proportionnel à cette quantité (1).

Or, au point de vue des questions physiologiques qui nous intéressent, c'est la mesure absolue des quantités de chaleur qui est nécessaire, et non l'indication vague donnée par des différences de température dont on ne peut rien conclure de certain.

J'ai essayé de mesurer le nombre de calories dégagées pendant un temps donné par un poids déterminé de végétaux à un état bien défini de leur développement. Dans ce but, j'ai employé surtout le calorimètre de M. Berthelot et en second lieu, comme vérification, le thermocalorimètre de Regnault.

Ces deux instruments avaient été légèrement modifiés et adaptés à ce genre de recherches, de façon à pouvoir étudier aussi, dans certains cas, les échanges gazeux entre les végétaux et l'extérieur.

J'ai commencé ce travail en 1880, au Laboratoire du Collège de France dirigé par M. Berthelot, qui m'a donné dès le début les conseils les plus précieux ; les recherches ont été continuées au Laboratoire de l'École Normale Supérieure (1881-1886), puis, plus récemment, au Laboratoire de la Sorbonne.

II. — MÉTHODES ET APPAREILS.

1° Calorimètre Berthelot.

1. *Appareil.* — On sait que le calorimètre Berthelot (2) se compose essentiellement d'un vase métallique dans lequel on

(1) Gaston Bonnier, *Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination.* (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXVII, séance du 14 mai 1880.)

(2) Berthelot, *Essai de mécanique chimique*, t. I, p. 139 et s. (Paris, 1879)

place les corps à étudier au point de vue calorimétrique, reposant par trois pointes de liège sur un support en bois au milieu d'un autre vase argenté à l'intérieur; ce dernier repose lui-même de la même manière sur le fond d'un grand cylindre double, entre les deux parois duquel se trouvent 30 litres d'eau. Cette dernière enceinte est recouverte de feutre très épais; un agitateur circulaire permet d'uniformiser la température de l'eau indiquée par un thermomètre de précision (Voy. Pl. I, fig. 1).

Le calorimètre, l'enceinte argentée ou l'enceinte en fer-blanc peuvent être, suivant les cas, munis de divers couvercles percés de trous pour laisser passer les thermomètres ou les tubes.

Lorsque l'expérience est faite dans l'eau, lorsqu'on étudie la germination des graines dans l'eau par exemple, on peut supprimer sans inconvénient les couvercles et on opère comme pour une mesure thermo-chimique ordinaire. Pour observer la germination dans l'air, la floraison ou la fructification, j'ai placé dans l'eau du calorimètre un second vase de platine bien plus petit, à parois très minces, noirci à l'intérieur. Dans ce cas la chaleur est transmise, il est vrai, beaucoup plus lentement à l'eau qui entoure ce vase et il faut attendre un certain temps pour atteindre le moment où l'expérience offre une marche régulière; cependant en s'adressant aux sujets qui permettent de prolonger l'expérience et en prenant certaines précautions que j'indiquerai plus loin, les mesures peuvent encore, dans ce cas, se faire avec précision.

Les thermomètres que j'ai employés avaient été construits par M. Baudin et donnaient une erreur moindre que $\frac{5}{1000}$ de degré. Ils avaient été faits spécialement pour ces recherches à l'École Normale Supérieure et j'ai à remercier M. Violle de les avoir mis de nouveau à ma disposition pour les dernières expériences faites à la Sorbonne.

Dans le cas où j'avais à faire des prises de gaz, pendant la

mesure calorimétrique, le vase de platine immergé dans le calorimètre était hermétiquement fermé par le haut et communiquait avec un appareil à prises au moyen d'un tube abducteur capillaire *p* (Pl. I, fig. 3). On ne prenait qu'une petite quantité de gaz à la fois pour une analyse donnée.

Les expériences successives ont été faites dans des salles sans soleil, à l'abri des variations brusques de température : au Laboratoire du Collège de France, dans une salle exposée au nord de l'ancien Laboratoire de minéralogie de l'École Normale, dans les caves de la même École et dans une salle exposée au nord des bâtiments de la Vieille Sorbonne.

2. *Méthode.* — Prenons d'abord le cas le plus simple, celui où l'on étudie la germination dans l'eau. La méthode est celle qu'on emploie pour étudier les réactions lentes, avec cette différenee que la réaction est ici indéfinie, pour ainsi dire. On n'a pas à attendre la fin de la réaction ; mais il s'agit de chercher une période régulière où l'on puisse considérer le phénomène comme constant. Le résultat à trouver est alors la quantité de chaleur que dégage un poids donné de graines germant (1 kilogramme), à l'état considéré, pendant une minute.

Si un second essai fait avec les mêmes graines au même état donne très sensiblement les mêmes chiffres, on a une vérification de la constance du phénomène pendant le temps considéré, et en même temps de l'exactitude des mesures.

Cette quantité de chaleur peut être déduite, à la manière ordinaire, d'une série de mesures thermométriques faites toutes les minutes avec le thermomètre du calorimètre qui sert d'agitateur et qu'on a soin de frapper d'un coup sec sur le fond du calorimètre à chaque observation. Ces mesures, minute par minute, sont nécessaires pour suivre la marche de l'expérience. Connaissant ces températures, les chaleurs spécifiques du platine, du verre, du mercure, des graines, les poids du calorimètre, de la partie immergée du thermomètre, de l'eau et des graines, on peut en déduire le nombre

cherché, à savoir la quantité de chaleur que dégage 1 kilogramme en une minute.

Une correction, très importante dans ce genre de mesures, où l'expérience peut être prolongée pendant plus d'une demi-heure, est celle relative au refroidissement ou au réchauffement du calorimètre, indépendamment du dégagement de chaleur qui se produit à son intérieur. L'enceinte peut présenter une différence de température avec le calorimètre, et cette différence peut varier pendant le cours d'une expérience.

Lorsque la marche de l'expérience était très régulière, j'ai eu des résultats suffisants en employant le système de corrections de Regnault et Pfaundler (1).

Ce n'est que dans quelques cas, où les variations de température se présentaient forcément sous un aspect irrégulier, que j'ai été obligé d'employer le système plus exact et plus compliqué de corrections indiqué par M. Berthelot (2).

Voici comment, dans le cas le plus général, se faisait une série d'expériences avec corrections de refroidissement :

On observe pendant quelques minutes, pendant une période initiale i, le réchauffement ou le refroidissement du calorimètre renfermant seulement l'eau qui doit servir à l'expérience. On a ainsi un refroidissement par minute que j'appelle r_i. On opérera de même à la fin de l'expérience avec le même volume d'eau pendant une période finale f de quelques minutes et on a le refroidissement par minute r_f à la fin de l'expérience.

Pour que l'expérience soit bonne, il faut que la variation de température ne soit pas trop grande. En ce cas, on peut prendre la moyenne des deux refroidissements; on a, r étant le refroidissement par minute :

$$r = \frac{r_i + r_f}{2}.$$

Après avoir déterminé le refroidissement initial, on place

(1) Voyez Berthelot, *loc. cit.*, t. I, p. 207.
(2) *Id.*, p. 208 et suivantes.

dans l'eau du calorimètre les végétaux ou partie de végétaux à étudier, en déterminant d'avance avec précision leur température initiale qui doit être sensiblement la même que celle de l'eau du calorimètre. On agite continuellement avec le thermomètre ou, s'il le faut, avec un agitateur spécial et on note la température, en examinant la tige du thermomètre à la loupe, toutes les minutes. Ces observations fréquentes pendant toute l'expérience, quelle que soit sa durée, sont essentielles. En effet, c'est seulement grâce à ces déterminations régulières et répétées que l'on peut se rendre compte de la marche du phénomène, déterminer quelle est la période qu'on doit choisir pour le calcul, et savoir si la correction du refroidissement sera valable.

Supposons que la période de marche régulière du phénomène de l'échauffement par exemple, se produise pendant n minutes, et soit Δt_0 l'accroissement de température au commencement de cette période, Δt_n l'accroissement de température à la fin, on a, sans corrections, pour la différence des températures δt :

$$\delta t = \Delta t_0 - \Delta t_n.$$

Or, si l'on peut admettre que le refroidissement s'est produit avec la valeur r par minute pendant la durée examinée, et cela ne sera admissible que si r_i diffère assez peu de r_f et si la marche générale des accroissements de température a été régulière, on pourra corriger le nombre δt.

Soit ε le refroidissement du calorimètre pendant les n minutes, on en trouve la valeur par le produit $r \times n = \varepsilon$.

Si on désigne par Δt la différence de température corrigée, on a $\Delta t = \delta t - \varepsilon$.

Connaissant le poids de l'eau E qu'on a mise dans le calorimètre, le poids en eau C du calorimètre lui-même, le poids en eau T de la partie immergée du thermomètre, et le poids en eau P des végétaux ou parties de végétaux en expérience, on a, en désignant par $\Sigma\mu$ la valeur totale de la masse

estimée en eau, tous ces poids étant évalués en grammes :

$$\Sigma\mu = E + C + T + P.$$

La quantité P est souvent difficile ou même impossible à déterminer, car sauf pour des graines sèches ou quelques rares cas analogues, il est impossible de déterminer la chaleur spécifique de la partie végétale vivante mise dans le calorimètre; des expériences de contrôle faites avec des poids variés des mêmes parties m'ont montré que, dans la plupart des cas, on ne commet pas d'erreur sensible en comptant comme eau le poids des végétaux. La très forte proportion d'eau qu'ils renferment justifie d'ailleurs cette conclusion.

De là le produit $\Sigma\mu \times \Delta t$ exprime la quantité de chaleur dégagée en n minutes pour P grammes de graines; d'où, en appelant c le nombre de calories dégagées par 8 kilogrammes de graines en 1 minute, on a

$$c = \frac{\Sigma\mu \times \Delta t}{n} \times 100.$$

Voici d'ailleurs le détail d'un essai de ce genre :

Série n° 16. — Des Pois pesant 35gr,85 au moment de l'expérience, en germination avancée, mais avant l'apparition de la chlorophylle, ayant germé dans l'air humide, sont sensiblement à la même température que l'eau du calorimètre, température 10°,205.

On opère avec le thermomètre 7328.

On observe d'abord la variation de température de l'eau dans le calorimètre. On y a mis 400 centimètres cubes d'eau distillée, prise dans un flacon qui est depuis plusieurs jours dans la même salle que le calorimètre.

Avec les précautions nécessaires, après agitation et en donnant avant chaque lecture un petit coup sur la base du réservoir du thermomètre, on mesure la température toutes les minutes. On a :

Minute	46	Température de l'eau	10°,195	
—	47	—	10°,195	
—	48	—	10°,195	
—	49	—	18°,195	
—	50	—	10°,198	*i*
—	51	—	10°,198	
—	52	—	10°,200	
—	53	—	10°,200	

On aura ainsi le réchauffement de l'eau seule pendant la période *i* de 6 minutes avant le commencement de l'expérience.

On met les 35^{gr},85 de graines germées dans les 400 centimètres cubes de l'eau du calorimètre, et on mesure les températures en agitant le mélange, toutes les minutes, comme précédemment. On a :

Minute	54	Temp. de l'eau et des graines germant	10°,200
—	55	—	10°,210
—	56	—	10°,210
—	57	—	10°,215
—	58	—	»
—	59	—	10°,220
—	60	—	10°,225
—	1	—	»
—	2	—	10°,237
—	3	—	10°,240
—	4	—	10°,250
—	5	—	10°,260
—	6	—	10°,263
—	7	—	10°,272
—	8	—	10°,280
—	9	—	10°,290
—	10	—	10°,300
—	11	—	10°,307
—	12	—	10°,312
—	13	—	10°,320
—	14	—	10°,325
—	15	—	10°,328
—	16	—	10°,340
—	17	—	10°,350
—	18	—	»
—	19	—	10°,360
—	20	—	10°,367
—	21	—	10°,370
—	22	—	10°,379
—	23	—	10°,384
—	24	—	10°,395

Minute	25	Temp. de l'eau et des graines germant	10°,400
—	26	—	10°,404
—	27	—	10°,410
—	28	—	10°,414
—	29	—	10°,420

On enlève alors le contenu du calorimètre et on le remplace par 400 centimètres cubes d'eau pure; on observe la température minute par minute. On a :

Minute	32	Température de l'eau	10°,240	
—	33	—	10°,240	f
—	34	—	10°,244	f
—	35	—	10°,248	f
—	36	—	10°,250	f
—	37	—	10°,252	f
—	38	—	10°,252	f
—	39	—	10°,255	f

On a ainsi le réchauffement de l'eau seule pendant une période f de 6 minutes après la fin de l'expérience.

La durée de l'expérience est de 36 minutes.

La différence de température observée pendant ce temps est

$$\Delta t_n - \Delta t_0 = \delta t = 0°,220.$$

Mais il faut corriger cette différence.

Avant l'expérience, pendant la période i, l'eau seule se réchauffant de — 0,005 en 6 minutes, ou de — 0,0008 en 1 minute;

Après l'expérience, pendant la période f, l'eau seule se réchauffant de — 0,015 en 6 minutes, ou de — 0,0025 en 1 minute,

La moyenne est — 0,0013 que nous prendrons pour terme correctif pendant toute la durée de l'expérience, étant donnée la marche régulière des températures observées.

Pour 36 minutes, la correction est donc de $\varepsilon = -0°,047$.

L'augmentation réelle de température de l'ensemble est donc $\delta t - \varepsilon = 0°,220 - 0°,047 = \Delta t = 0°,173$.

Le poids en eau du calorimètre de platine employé était de 2gr,88. Le poids en eau de la partie immergée du thermomètre 7328 était de 2gr,72, ce qui donne ensemble 5gr,60.

On peut compter comme eau le poids des graines germées, car la proportion d'eau qu'elles renferment est très grande et les autres substances qui y sont contenues ne peuvent influer notablement sur le résultat par leur capacité calorifique; on a donc pour la valeur totale de la masse en eau du calorimètre et des corps inclus

$$\Sigma\mu = 400 + 5{,}6 + 35{,}85 = 441{,}45.$$

D'où :

$$\Sigma\mu \times \Delta t = 76^{cal.},37$$

en appelant calorie la quantité de chaleur pour élever 1 gramme d'eau de 0° à 1°.

Ceci est la quantité de chaleur dégagée en 36 minutes par 35gr,85 de graines.

On en déduit facilement que pendant cette période de la germination :

1 kilogramme de graines germant dégage en 1 minute 59 calories.

Deux autres séries d'essais avec les mêmes graines ont donné 62 calories et 57 calories. La moyenne est voisine de 60 calories.

Je citerai encore le détail des observations et des calculs pour une autre série d'expériences où le phénomène est troublé au début par la dissolution dans l'eau des principes solubles de la graine. En ce cas, on ne tient pas compte de cette période de trouble, ordinairement très courte, et l'on fait les calculs en prenant pour base une période où la température de l'ensemble augmente d'une manière régulière :

Série n° 22. — Des grains de Blé, au commencement de leur germination, pesant 70gr,05, ayant germé dans l'air humide et avec une partie de la radicule sortie, ayant en moyenne 3 millimètres de longueur, sont sensiblement à la même température que l'eau du calorimètre 10°,550.

On opère avec le thermomètre 7328.

On observe d'abord la variation de température de l'eau dans le calorimètre contenant 400 centimètres cubes d'eau, en opérant comme précédemment. On a :

Minute	22	Température de l'eau	10°,600	
—	23	—	10°,600	
—	24	—	10°,601	
—	25	—	10°,606	*i*
—	26	—	10°,606	
—	27	—	10°,610	
—	28	—	10°,610	

On introduit les $70^{gr},05$ de graines germées, et on mesure les températures toutes les minutes en agitant le mélange ; on a :

Minute	29	Temp. de l'eau et des graines germant	10°,560	
—	30	—	10°,560	
—	31	—	10°,565	
—	32	—	10°,570	
—	33	—	10°,575	
—	34	—	10°,580	*t*
—	35	—	10°,585	
—	36	—	10°,590	
—	37	—	10°,593	
—	38	—	10°,595	
—	39	—	10°,598	
—	40	—	10°,605	
—	41	—	10°,605	
—	42	—	10°,610	
—	43	—	10°,620	
—	44	—	10°,628	
—	45	—	10°,631	
—	46	—	10°,640	
—	47		10°,643	
—	48	—	10°,650	
—	49	—	10°,655	
—	50	—	10°,660	
—	51	—	10°,662	
—	52	—	10°,668	*b*
—	53	—	10°,675	
—	54	—	10°,680	
—	55	—	10°,690	
—	56	—	10°,692	
—	57	—	10°,700	
—	58	—	10°,705	
—	59	—	10°,710	
—	60	—	10°,715	
—	1	—	»	
—	2	—	10°,720	
—	3	—	10°,725	

Négligeant la période de trouble t succédant à l'abaissement de température à la minute 29, on prend la période régulière b comme base.

On enlève le contenu du calorimètre et on le remplace par 400 centimètres cubes d'eau pure; on observe la température minute par minute; on a :

Minute	6	Température de l'eau	10°,630	
—	7	—	10°,630	
—	8	—	10°,633	
—	9	—	10°,635	f
—	10	—	10°,635	
—	11	—	10°,640	
—	12	—	10°,640	

On a ainsi le réchauffement pendant la période f.

La durée de la période considérée comme régulière est de 23 minutes.

La différence de température observée pendant ce temps est :

$$\delta t = 0,11.$$

La correction

$$\varepsilon = -0,04.$$

D'où la différence de température corrigée est

$$\Delta t = 0,07.$$

D'autre part, on a $\Sigma\mu = 400 + 70 + 5,6 = 475,6$.
D'où :

$$\Sigma\mu \times \Delta t = 33,292.$$

Cela, pour 70 grammes en 23 minutes. D'où, pour 1 kilogramme en 1 minute, on a 20 :

1 kilogramme de graines germant dégage en 1 minute 20 calories.

2° Thermocalorimètre de Regnault (1).

1. *Appareil.* — Le thermocalorimètre de Regnault

(1) Gaston Bonnier, *Sur les quantités de chaleur dégagées et absorbées par les végétaux* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 22 fév. 1886), et *Note*

est, comme on sait, un thermomètre dont le zéro est quelconque et dont la tige est graduée en divisions d'égale capacité ; dans le réservoir thermométrique, est creusée une cavité dans laquelle on peut placer les corps à étudier au point de vue calorimétrique.

J'ai modifié cet appareil de façon à pouvoir placer, au milieu du réservoir, des plantes ou portions de plantes à étudier et aussi de manière à pouvoir récolter les gaz qui se trouvent dans cette cavité (Pl. II, fig. 4, 5 et 6).

La forme du réservoir était variable suivant les circonstances. S'il s'agit de graines germant, d'assez petites dimensions, plongeant dans l'eau ou germant dans l'air, le réservoir d'un thermocalorimètre de Regnault ordinaire peut suffire, mais pour des graines plus grosses, pour des germinations plus avancées, pour des fleurs, des tiges feuillées ou des fruits en voie de maturation, on peut employer un réservoir de plus grandes dimensions. Dans plusieurs cas, j'ai aussi étudié une portion du végétal, en la laissant attachée naturellement au reste de la plante. On peut, en ce cas, introduire dans la cavité du thermocalorimètre l'organe ou le membre de la plante soumis à l'expérience, à travers un bouchon coupé en deux dans le sens longitudinal, tout en laissant la continuité établie avec la plante.

Le réservoir du thermocalorimètre était placé dans une enceinte maintenue à température constante par le passage continu d'un courant d'eau autour de cette enceinte.

On pouvait recueillir facilement à la fin d'une expérience la totalité des gaz renfermés dans la cavité, en employant un instrument à tube horizontal. L'expérience terminée, on faisait tourner de 180° le réservoir autour de l'axe du tube horizontal et on recueillait les gaz dans une éprouvette, par inclinaison, sur une cuve à mercure. Dans d'autres cas, un tube communiquant avec un appareil à prises permettrait de faire de petites prises de gaz nécessaires,

sur la comparaison entre la chaleur dégagée par les végétaux et la respiration (Comptes rendus de la Soc. de biologie, 6 fév. 1892).

donnant à chaque instant la composition de l'atmosphère qui entoure les plantes ou les portions de plantes mises en expérience.

2. *Méthode.* — Le thermocalorimètre, plus commode à employer, mais moins sensible que le calorimètre, ne m'a guère servi qu'à faire des vérifications.

J'ai employé avec cet instrument la méthode des températures stationnaires, en appliquant la loi de la déperdition de Newton.

1° Soient :

θ la température constante de l'eau de l'enceinte;

t la température stationnaire qu'atteint le thermocalorimètre au bout d'un certain temps, par suite du dégagement de chaleur dans son réservoir;

A une constante;

Q la quantité de chaleur créée en une seconde;

on a d'après la loi de Newton :

$$Q = A(t - \theta).$$

2° Pour déterminer la constante A, il faudra faire une seconde expérience.

Ayant tué par un moyen quelconque la plante ou la portion de plante située dans le récipient, on chauffe le réservoir de quelques degrés, puis on observe le refroidissement de minute en minute.

Soient :

Δt l'abaissement observé en une minute ;

t la température au commencement de la minute ;

θ la température de l'enceinte ;

C la capacité calorifique ;

On a :

$$C\Delta t = A\left(t - \frac{\Delta t}{2} - \theta\right)60.$$

D'où l'on tire la valeur de A.

La plante étant tuée par un excès d'anesthésique (éther par exemple) agissant pendant un temps suffisant, puis traitée par un lavage jusqu'à disparition de l'anesthésique absorbé.

3° Reste à déterminer C.

Pour cela, on verse dans la cavité contenant les plantes mortes P grammes d'eau tiède à la température T. On observe ensuite, la température finale t_1, la température initiale étant t_0. Il faut se placer dans des conditions telles que la température finale t_1 soit promptement atteinte.

On a alors :

$$P(T - t_1) = C(t_1 - t_0) + \text{termes correctifs.}$$

Si les conditions dont je viens de parler sont remplies, on peut négliger ces termes correctifs ; sinon on écrira :

$$P(T - t_1) = C(t_1 - t_0) + A\left(\frac{t_1 + t_0}{2} - \theta\right).$$

Dans les circonstances où je me trouvais placé, l'emploi de cette dernière égalité a presque toujours été inutile.

3° Causes d'erreur.

J'ai déjà signalé, en passant, quelques causes d'erreur à éviter, telles que la température initiale des plantes, l'abaissement de température au début d'une expérience par les substances solubles. Au sujet de cet abaissement de température initial, j'ai mis en évidence par quelques expériences qu'il était bien dû aux substances solubles des graines. Ayant épuisé des graines de Lupin, de Blé, de Pois par de l'eau, j'ai préparé aussi diverses dissolutions des substances solubles extraites des graines. En opérant avec un poids déterminé de l'une de ces solutions isolée dans l'eau du calorimètre, on provoquait des abaissements brusques de température, comparables à ceux qui se produisent avec les graines immergées ; j'ai indiqué comment on pourrait les éviter.

Il est d'autres causes d'erreur encore, qui s'appliquent aussi bien à la première méthode qu'à la seconde.

Lorsqu'on opère dans l'eau, il faut éviter que l'expérience soit préparée depuis trop longtemps, ou ne soit reprise avec la même eau contenant les graines, après un intervalle prolongé. Il peut, en effet, se développer des anaérobies dans les cultures et en particulier le *Bacillus Amylobacter;* dès lors, le phénomène est complètement modifié et les quantités de chaleur dégagée que l'on mesure ne peuvent plus avoir aucune valeur précise. La durée pendant laquelle on peut laisser sans inconvénient des graines germer dans l'eau, dépend de la nature de ces graines et de la température de l'eau. S'il est nécessaire de les laisser pendant un temps assez long, un examen microscopique de l'eau, et surtout des graines, devra montrer qu'il ne s'est pas développé d'êtres anaérobies dans la culture.

Les expériences suivantes font voir quelle est l'importance de cette erreur :

Première expérience. — Le 12 avril, des Pois trempés dans l'eau pendant trois jours à une température moyenne de 12° ont été étudiés dans l'eau, avec le calorimètre Berthelot. 42 grammes de ces Pois ont été mis dans 400 grammes d'eau, thermomètre n° 6496.

La température initiale dans le calorimètre et dans l'eau des graines étant de 11°,720, observée de minute en minute, a passé en moins de dix minutes à 11°,780, puis a continué à augmenter dans des proportions anormales; au bout de quarante minutes, de l'eau mise, dans le calorimètre indiquait, comme au début, un léger refroidissement de l'appareil. La cause de ce dégagement considérable de chaleur tenait donc aux graines qui, examinées au microscope, se sont montrées remplies d'Amylobacters.

Deuxième et troisième expériences. — Deux autres essais ont été faits le 14 avril dans des conditions différentes. Des Pois, privés de pouvoir germinatif et de spores d'Amylobacter par un séjour de deux heures à 115°, ont été mis dans

de l'eau provenant de la condensation de vapeur d'eau surchauffée à plus de 120°, le tout dans un vase stérilisé, à une température de 13° environ.

L'expérience a été faite au bout de trois jours de séjour des graines dans cette eau. L'eau contenant les graines était dans un tube Pasteur, fermé par du coton roussi.

Mises dans le calorimètre, les graines n'ont fourni d'autre échauffement que celui qui se produisait par l'eau seule.

Pour les cultures faites dans l'air, ce sont les ferments aérobies qu'il fallait éviter et aussi les moisissures qui se développent rapidement sur beaucoup de plantes tenues dans l'air humide, surtout au moment de leur germination.

Ici la cause d'erreur avait un double effet : 1° sur la quantité de chaleur mesurée; 2° sur les échanges gazeux. On sait, en effet, qu'une quantité minime de moisissures peut dégager un volume relativement grand d'acide carbonique.

Afin d'éviter ces développements d'organismes étrangers, les graines étaient mises le plus souvent à germer dans une salle où l'air se renouvelait fréquemment, et non dans des vases fermés; on avait soin d'examiner avec soin les graines germant, avant de les placer dans le calorimètre.

III. — RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES.

1° Graines ou plantes directement dans l'eau.

Un grand nombre d'essais successifs par l'une ou l'autre méthode ont été faits en plaçant directement les plantes dans l'eau du calorimètre ou du thermocalorimètre. En ce cas, il n'était pas question de mesurer les échanges gazeux; le but qu'on se proposait était simplement de chercher quelle est la quantité de chaleur fournie à l'eau par un poids donné de plante ou de portion de plante, en un temps donné, et de voir comment varie cette quantité avec le développement.

Pour chaque série d'expériences, les mesures et les cal-

culs ont été faits exactement comme je l'ai indiqué plus haut ; il est donc inutile de reproduire en détail tous les essais, et je me contenterai de donner les conditions de chaque expérience et les résultats obtenus.

1° *Variations avec la température initiale.* — Avant d'étudier les variations de la quantité de chaleur dégagée pendant le même temps aux divers stades du développement, il est nécessaire de voir dans quelles limites la température initiale pourra varier sans influer notablement sur les comparaisons à faire.

Pour cela, j'ai fait un certain nombre d'essais avec les graines d'un même lot, en les étudiant toujours au même moment de leur développement, au début de la germination à l'apparition de la radicule, mais à des températures absolues différentes. Les graines, prises sèches et à la même température que celle du calorimètre, étaient placées directement dans l'eau de ce dernier.

En opérant exactement dans les mêmes conditions, avec des graines de la même espèce et du même lot, après des expériences de contrôle montrant qu'à la même température on obtient toujours la même quantité de chaleur dégagée, on trouve, en faisant varier la température, des résultats différents. Comme on pouvait le prévoir, la température agissant sur la rapidité de la germination, donne *dans le même temps* des résultats variables, quant à la chaleur dégagée. La quantité de chaleur produite en une minute doit croître avec la température jusqu'à un certain optimum, puis diminuer.

Je n'ai pas pu me placer dans les circonstances où l'optimum était atteint, pour une graine donnée; il aurait fallu opérer à des températures absolues trop élevées pour maintenir dans la salle de recherches les conditions d'une température constante; mais les expériences, faites comme je viens de l'indiquer, m'ont fait voir que la quantité de chaleur dégagée par les mêmes graines, pendant le même temps,

dans la période du début de la germination, augmente avec la température.

Je citerai les résultats suivants, où les mesures ont été faites simultanément, avec deux calorimètres semblables :

	TEMPÉRATURES.	QUANTITÉ DE CHALEUR dégagée en 1 minute par 1 kilogramme.	
		1er Calorimètre.	2e Calorimètre.
Grains de Blé, début de la germination.	0°,0	0 cal	0 cal
	5°,7	3	6
	10°,5	12	15
	15°,8	35	32
Graines de Pois, début de la germination.	0°,0	0	0
	6°,2	4	4
	13°,5	13	15

Dans ce genre de recherches, on rencontre donc une difficulté nouvelle pour les mesures calorimétriques : c'est que pour une suite d'essais destinés à comparer les quantités de chaleur aux divers stades de développement, les températures initiales de chaque essai doivent différer peu les unes des autres.

2° *Variations individuelles des graines ou des plantes développées.* — On voit que la rapidité avec laquelle une graine germe peut varier d'une graine à l'autre ; les parties semblables, même les fleurs de diverses plantes de la même espèce, peuvent aussi présenter des différences dans leurs fonctions physiologiques.

Je me suis assuré, par de nombreuses mesures, de l'importance que peuvent parfois acquérir ces différences. C'est ainsi que des grains de Maïs blanc, par exemple, récolté trois ans avant d'autres graines de la même espèce, ont fourni dans les mêmes conditions des quantités de chaleur notablement moins grandes.

D'autre part, des expériences de contrôle, faites aussi bien avec le calorimètre Berthelot qu'avec le thermocalorimètre Regnault, m'ont donné des résultats très concordants, toutes les fois que j'opérais avec un nombre suffisant de graines prises dans le même lot. Il en était de même pour les essais

tentés avec des fleurs, prises au moment de l'anthèse, sur le même pied.

3° *Variations avec le développement*. — D'après ce qui précède, on voit qu'il faudra avoir soin, pour étudier les variations avec le développement, tout en évitant les causes d'erreur générales citées plus haut : 1° d'opérer sensiblement à la même température ; 2° d'opérer avec un nombre assez grand de graines ou de parties de plantes, prises dans le même lot.

Voici un certain nombre de résultats :

Pois. — Chaque série d'expériences était faite avec des graines de Pois ou des Pois germés, pesant de 30 à 40 grammes, et immergés dans 400 grammes d'eau pour le calorimètre, et pesant 15 à 20 grammes, dans 150 grammes d'eau pour le thermocalorimètre. Pour chaque essai, il y avait en général, surtout dans les premières périodes de la germination, abaissement de la température au moment de l'immersion des graines ou des plantules ; dans chaque cas, on déterminait la période considérée comme régulière. Toute série d'expériences pour laquelle cette période était trop tardive, ou pour laquelle ne pouvait s'appliquer la correction du refroidissement de calorimètre, était rejetée.

On a eu :

Nos des séries.	Température initiale.	État des plantes.	Quantité de chaleur dégagée en 1 minute par 1 kilog.	
			Calorimètre de Berthelot.	Thermo calorim. de Regnault.
15	10°,520	Graines immergées depuis 24 heures.	9 cal	»
5 et 42	10°,150	Jeunes plantules à radicule de 5mm en moyenne.	125	110cal
13	10°,025	Jeunes plantules à racine principale de 50 à 60mm.	75	»
16	10°,195	Germination avancée, tige de 20mm environ, verte.	60	»
17 et 43	10°,315	Germination plus avancée, les cotylédons commencent à se flétrir.	22	25
18	10°,100	La plante n'emprunte sensiblement plus rien aux cotylédons.	6	»

D'autres séries d'essais, moins complets, ont été faits aux environs de la température de 14° et ont donné les résultats suivants :

7	14°,325	Graines au moment de l'apparition de la radicule.	32	»
8	14°,510	Plante développée.	0	»
9	14°,430	Fleurs de Pois au moment de l'anthèse.	8	»

Blé. — Chaque série d'expériences était faite avec des grains de Blé ou des Blés germés pesant de 70 à 80 grammes et immergés dans 400 grammes d'eau pour le calorimètre et pesant de 15 à 20 grammes, dans 150 grammes d'eau pour le thermocalorimètre.

On a eu :

Nos des séries.	Température initiale.	État des plantes.	Quantité de chaleur dégagée en 1 minute par 1 kilog — Calorimètre de Berthelot.	Quantité de chaleur dégagée en 1 minute par 1 kilog — Thermocalorim. de Regnault.
21	10°,530	Graines trempées depuis 12 heures.	2cal	»
22	10°,600	Apparition de la radicule.	52	48ca
23 et 51	10°,335	Plantules à racine principale de 15mm en moyenne et à peine feuillée de 10mm.	20	»
24 et 53	10°,420	Plantes à racine principale de 35mm en moyenne et à peine feuillée, de 14mm.	28	22
25	10°,530	Plantules à peine feuillée de 80mm en moyenne.	16	»
26 et 54	10°,630	Portions de tiges feuillées de Blé développée.	0	0
27	10°,550	Fragments d'épis de Blé pendant l'anthèse.	5	»

Maïs. — Chaque série d'expériences était faite avec 30 à 40 grammes de plantes dans 400 grammes d'eau.

32	15°,280	Maïs trempé depuis 12 heures.	15	»
33	15°,320	Plantules germées pendant 7 jours à 15°.	138	»
34	15°,500	Plantules germées pendant 15 jours à 15°.	90	»
36	15°,235	Fragments de tiges feuillées développées.	0	»

Fève. — Chaque série d'expériences était faite avec 70 à 80 grammes de plantes dans 400 grammes d'eau.

2	15°,230	Après 2 jours de germination à 15°.	45	»
3	15°,300	Après 5 jours de germination à 15°.	72	»

Ricin. — Chaque série d'expériences était faite avec un poids de plantes de 31 grammes dans 400 grammes d'eau.

10	13°,500	Après 3 jours de germination.	25	»
6	13°,740	Après 12 jours de germination.	125	»

Les résultats obtenus avec les Féverolles, le Lupin, le Cresson alénois, l'Orge, etc., sont analogues aux précédents, mais la température générale de l'enceinte y était trop différente pour que les comparaisons puissent être établies avec sécurité.

On peut déjà conclure de l'ensemble de ces résultats que la quantité de chaleur dégagée par un poids donné en un temps déterminé, varie avec le développement de la plante en présentant un maximum pendant la période germinative et un autre au voisinage de la floraison.

2° Graines de plantes dans une masse d'air, le tout immergé.

Dans ces recherches, où les plantes étudiées étaient placées dans une masse d'air limitée pendant les essais, il a été possible de mesurer la quantité d'oxygène absorbée par la plante pendant le même temps, ainsi que la quantité d'acide carbonique dégagée.

Dans ce but, on a opéré de la manière qui a été indiquée plus haut ; toutes les expériences ont été faites par l'une et l'autre méthode.

Voici les principaux résultats obtenus, dont les courbes (Pl. II, fig. 7, 8 et 9) rendent compte d'une manière plus frappante :

Blé. — On mesure les quantités de chaleur, comme pré-

cédemment, par l'une ou l'autre méthode, mais on doit attendre un temps plus long pour noter une période d'augmentation régulière et normale.

On a fait l'analyse de l'air, au début, pour chaque essai; on fait l'analyse des gaz à la fin. Pendant la période germinative, on trouve, comme on sait, plus d'oxygène absorbé que d'acide carbonique dégagé, tandis que les volumes de ces deux gaz échangés par la respiration sont presque égaux à partir de la fin de cette période jusqu'à la floraison. On calcule, alors, d'après les résultats connus, la quantité de chaleur qui correspond à la formation de l'acide carbonique produit par 1 kilogramme de plantes pendant une minute, soit Q_c. Connaissant la quantité d'oxygène absorbée pendant le même temps, on peut calculer de même la quantité de chaleur nécessaire pour produire une quantité d'acide carbonique qui correspondrait à l'oxydation mesurée de 1 kilogramme des mêmes plantes pendant une minute, soit Q_o.

Enfin, on a la quantité de chaleur directement mesurée dans chaque essai et qui correspond au nombre de calories *réellement dégagé* pendant une minute, par le même poids, soit Q_m.

D'une manière générale, on trouve :

1° Pendant la période germinative:

$$Q_m > Q_o > Q_c.$$

2° Pendant la période active et végétative, avant la floraison :

$$Q_m = o \quad Q_o \geqq Q_c.$$

3° Pendant la période de floraison et le début de la maturité des fruits :

$$Q_m < Q_c \leqq Q_o.$$

C'est ce que montrent clairement les courbes tracées pour le Blé (Pl. II, fig. 8 et 9), où chaque point marqué correspond à une série d'expériences faites comme on l'a indiqué plus haut, et accompagnées de prises de gaz dont l'analyse a été faite à la manière ordinaire.

La courbe D correspond aux quantités de chaleur Q_m mesurées; la courbe O, aux quantités de chaleur Q_o qui représentent la formation de l'acide carbonique que formerait l'oxygène absorbé pendant le même temps par les mêmes plantes; enfin, la courbe C correspond aux quantités de chaleur Q_c qui seraient nécessaires pour la formation de l'acide carbonique réellement dégagé pendant le même temps.

L'examen de ces courbes fait voir que les dégagements de chaleur observés ou correspondant à la respiration, sont ici plus intenses pendant la période germinative que pendant la floraison; c'est ce que j'ai trouvé dans toutes les expériences que j'ai faites, mais là n'est pas le point important. Ce qui est à considérer, ce qu'on observe sans contestation, dans tous les cas et par les deux méthodes, c'est que les quantités de chaleur mesurées sont toujours plus grandes que celles calculées par le phénomène respiratoire, pendant la période germinative, et qu'elles sont toujours plus petites au contraire pendant la période de floraison et le commencement de la maturation des fruits.

Ainsi pour les Pois, les Blés, les Fèves, au début de la germination, on trouve toujours que le nombre de calories dégagées est *plus grand* que celui que dégagerait la formation de l'acide carbonique produit. C'est ainsi que 1 kilogramme de Pois germant, placés à la température de 10° environ, émet par unité une quantité d'acide carbonique dont la formation dégage $Q_c = 4$ calories, et l'on observe dans les mêmes conditions un dégagement réel de $Q_m = 12$ calories par minute. Ce dernier nombre est même plus grand que celui que dégagerait la combinaison avec le carbone de tout l'oxygène absorbé par la graine en germination, pendant le même temps, nombre qui correspond en ce cas à $Q = 7$ calories.

Au contraire, pour les mêmes plantes, lorsque les fleurs sont écloses et que les graines et les fruits commencent à se former, c'est l'inverse que l'on constate; on mesure une quantité de chaleur toujours plus petite que celle produite

par la formation de l'acide carbonique émis pendant le même temps ou de l'acide carbonique correspondant à l'oxygène absorbé.

On peut aussi remarquer, en comparant les courbes de chaleur dégagée et mesurée, que le maximum de la courbe D correspond plutôt au maximum d'oxydation (maximum de la courbe O) qu'à celui de l'acide carbonique dégagé (courbe C). C'est, en effet, dans la période où le coefficient respiratoire est au voisinage du minimum que se trouve placé le maximum du nombre de calories réellement dégagées par minute.

Au contraire, lorsqu'il s'agit du début de la maturation des fruits, il semble, autant que les mesures peuvent le permettre en ce cas, que la correspondance des trois maxima s'établit en même temps.

C'est ce que montrent encore, indépendamment des expériences qui ont servi à tracer les courbes de la Pl. II, les chiffres suivants :

Orge. — Pour chaque essai, il y avait 20 grammes de plantes dans 100 centimètres cubes d'air, et la température était voisine de 16°. On dosait les gaz au début et à la fin de la période régulière pendant laquelle on observait les températures. Calorimètre de Berthelot. L'Orge avait germé dans l'air humide. La durée de chaque expérience étant d'une heure, les plantes étaient toujours maintenues à l'obscurité.

N°s des séries.	État des plantes.	Quantité de chaleur dégagée par 1 kilogramme en 1 minute — Observée. Qm.	Calculée par formation de l'acide carbonique. Qc.	Calculée par combin. d'oxygène absorbé avec le carbone Qo.	Quotient respiratoire.
61	Grains d'Orge trempés depuis 12 heures.	5 cal	3 cal	3 cal	1,00
62	Apparition de la radicule.	62	29	45	0,65
63	Racine principale de 3mm en moyenne.	40	25	31	0,80
64	Fin de la période germinative; pousse feuillée de 80mm en moy.	15	12	12	0,95

65	Portions de tiges feuillées adultes.	0	3	3	1,00
66	Fragments d'épis d'Orge avant l'anthèse.	2	3	3	1,00
	Id., après l'anthèse.	4	5	5	1,05

Pois chiche. — Pour chaque essai, il y avait 25 grammes de plantes dans 100 centimètres cubes d'air, et la température était voisine de 15°. On dosait les gaz au début et à la fin de la période régulière pendant laquelle on observait les températures dans le calorimètre de Berthelot et le thermocalorimètre de Regnault. Les Pois chiches avaient germé dans l'air humide. La durée de chaque expérience était d'une heure environ avec le calorimètre, de quinze à vingt minutes avec le thermocalorimètre. Les plantes étaient toujours maintenues à l'obscurité.

		QUANTITÉ DE CHALEUR DÉGAGÉE PAR 1 KILOGRAMME EN 1 MINUTE.				
		OBSERVÉE (Qm).		CALCULÉE.		
Nos DES SÉRIES.	ÉTAT DES PLANTES.	Calorimètre.	Thermocalorim.	Par la formation d'ac. carbonique Qc.	Par l'oxydation du carbone Qo.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.
72	Graines immergées depuis 24 heures.	9^{cal}	8^{cal}	3^{cal}	5^{cal}	0,60
73	Racine principale ayant 3^{mm} de long. en moy.	85	»	43	70	0,65
74	Racine principale ayant 50 à 60^{mm} de longueur.	62	60?	37	52	0,70
75	Fragments de tiges feuillées adultes.	0	0	2	2	0,95
76	Fleurs.	15	11	19	19	0,90
77	Graines en voie de maturation.	8	»	10	10	1,00
78	Graines à maturation.	0	»	»		»

J'ai obtenu des résultats analogues dans de nombreuses séries d'expériences faites avec les Maïs, Lupin, Cresson alénois, Oignon (en partant des bulbes), mais ces expériences ne sont pas aussi comparables au point de vue de la température initiale que celles qui sont représentées sur les courbes, ou que celles dont je viens de donner les résultats.

Certaines plantes (Giroflée, Onagre, Éphémère, Iris,

Nénufar, Seringat, Mauve), se prêtaient mieux à l'étude des dégagements de chaleur pendant et après la floraison ; je les ai étudiées spécialement à ce point de vue. La marche générale des phénomènes observés était toujours la même.

Avec certaines fleurs, qui dégagent chacune une grande quantité de chaleur, on pourrait employer le dispositif représenté (Pl. I, fig. 1) pour l'Iris. La plante restant intacte, on immergeait directement ou en immergeant avec une enveloppe l'air, une seule fleur terminant la tige, qui, recourbée et maintenue par un support, rattachait la fleur à la plante, sans qu'on ait fait aucune section.

Un grand nombre d'espèces (Renoncule, Ficaire, Myosotis, etc.) ne dégageaient pas de quantités de chaleur mesurables ; d'autres, au contraire (*Arum*, *Richardia*), ne se prêtaient pas aux mesures d'une manière régulière, par suite de dégagements de chaleur, correspondant sans doute à l'accroissement de température signalé depuis longtemps chez les Aroïdées, mais dont je n'ai pas pu m'expliquer l'irrégularité. Je citerai à cet égard le détail d'une expérience faite avec le Richardia.

Richardia æthiopica. — 25 mai. Un pot contenant la plante est placé au voisinage du calorimètre. Une tige est recourbée et l'inflorescence terminale tenant à la plante intacte est plongée dans le calorimètre. Le poids de la partie plongée est de 12gr,25 et la température initiale de l'inflorescence est de 17°,345. Le calorimètre renferme 400 centimètres cubes d'eau.

Avant l'introduction de l'inflorescence dans le calorimètre, on a :

Minute	14	Température	17°,350	
—	15	—	17°,350	
—	16	—	17°,350	
—	17	—	17°,350	
—	18	—	17°,350	*i*
—	19	—	17°,350	
—	20	—	17°,350	
—	21	—	17°,350	

On introduit l'inflorescence ; on lit de minute en minute :

Minute	22	Température	17°,350	
—	23	—	17°,355	
—	24	—	17°,358	
—	25	—	17°,365	
—	26	—	17°,370	
—	27	—	17°,388	
—	28	—	17°,415	
—	29	—	17°,425	*a*
—	30	—	17°,442	
—	31	—	17°,455	
—	32	—	17°,465	
—	33	—	17°,468	
—	34	—	17°,470	
—	35	—	17°,472	
—	36	—	17°,475	
—	37	—	17°,480	
—	38	—	17°,485	
—	39	—	17°,488	
—	40	—	17°,490	
—	41	—	17°,495	
—	42	—	17°,500	
—	43	—	17°,510	
—	44	—	17°,515	
—	45	—	17°,520	
—	46	—	17°,522	
—	47	—	17°,530	
—	48	—	17°,535	
—	49	—	17°,540	
—	50	—	17°,545	

On relève l'inflorescence ; on lit de minute en minute :

Minute	51	Température	17°,545	
—	52	—	17°,545	
—	53	—	17°,540	
—	54	—	17°,540	*f*
—	55	—	17°,540	
—	56	—	17°,540	
—	57	—	17°,540	
—	58	—	17°,540	

On voit qu'il s'est manifesté une période d'augmentation rapide (*a*) qui empêche tout calcul de la quantité de chaleur dégagée dans les conditions de régularité ordinaire.

Enfin, j'ajouterai que j'ai fait, en 1886, des vérifications par des expériences croisées, au moyen de deux calori-

mètres identiques, placés l'un à côté de l'autre, dans les caves de l'École Normale. Elles m'ont confirmé les résultats obtenus par les expériences de contrôle dont j'ai parlé plus haut, et l'on peut estimer que, dans tous les cas, avec le calorimètre, l'erreur d'une série d'observations pour la détermination de Q_m ne dépasse pas 5 calories.

Or en admettant que l'on ait toujours eu l'erreur maxima, la forme des courbes qui représentent la marche des phénomènes peut être un peu modifiée, mais leur allure reste la même, et la position relative des valeurs de Q_m, Q_o et Q_c n'est pas changée.

IV. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

« Les changements chimiques éprouvés par les principes immédiats des êtres vivants, dit M. Berthelot (1), sont de nature diverse. Ils consistent soit en oxydations, soit en hydratations et déshydratations, soit en dédoublements. Chacune de ces réactions, envisagée séparément, peut dégager ou absorber de la chaleur.

« Il résulte de là que le calcul de la chaleur dégagée ne saurait être établi, comme on l'avait cru autrefois, par la seule connaissance de l'oxygène absorbé pendant la respiration, même jointe à celle de l'acide carbonique expiré. La connaissance exacte du rapport entre les deux substances (quotient respiratoire) n'est pas suffisante, attendu que cet oxygène n'est employé ni à brûler simplement du carbone, comme le supposaient les anciens calculs, ni à former exclusivement de l'acide carbonique. »

Les essais de mesure que j'ai tentés et dont je viens de donner les résultats dans ce Mémoire viennent à l'appui des considérations précédentes, et fournissent, pour la première fois, des nombres relatifs à la mesure des quantités de chaleur dégagées par les végétaux.

(1) *Loc. cit.*

Considérons, en effet, une graine au début de sa germination ; elle peut avoir en réserve de la cellulose, de l'amidon, des principes gras, des albuminoïdes ou des saccharoses. Toutes ces substances de réserve vont subir des transformations en passant à l'état de glucose et autres substances, après une déshydratation ou une oxydation incomplètes.

Or, par des considérations indirectes, on est conduit à admettre que la cellulose ou l'amidon dégagent de la chaleur en se transformant en glucose, que les corps gras dégagent de la chaleur par dédoublement, indépendamment de toute oxydation, que les corps gras neutres peuvent aussi dégager de la chaleur en se dédoublant et par seule hydratation.

Il résulte de ces considérations, qui renferment, il faut le remarquer, quelques données hypothétiques, que lorsqu'une réserve déterminée, comme le contenu d'une graine au début de la germination, est utilisée, les phénomènes chimiques qui se produisent doivent donner, au point de vue calorimétrique, trois sources de dégagement de chaleur :

1° Chaleur dégagée par la formation de l'acide carbonique émis ;

2° Chaleur dégagée, en outre, par l'oxydation de certaines substances, oxydation due à l'excès de l'oxygène absorbé sur l'acide carbonique émis ;

3° Chaleur dégagée par des dédoublements ou des hydratations, indépendamment de toute oxydation.

C'est cette troisième cause de dégagement de chaleur qui a été négligée, ou même contestée, et qui est très importante à considérer, car son existence prouve qu'un être vivant peut dégager de la chaleur même s'il n'y a ni oxygène absorbé ni acide carbonique formé.

Mais on peut objecter à ces considérations *a priori* que les phénomènes de la germination sont complexes, que s'il y a de l'amidon détruit, il y a de l'amidon secondaire formé, que si une plantule détruit une provision de cellulose dans un albumen corné, elle reforme de nouvelle cellulose pour produire de nouvelles membranes.

Si nous avions pris pour exemple la fleur avant et après l'anthèse, la complexité des phénomènes apparaîtrait encore d'une façon plus grande, car des réserves définies sont alors à la fois formées et détruites, à la base de la fleur, dans l'albumen, dans l'embryon ou même dans les parois du fruit en voie de formation.

D'où la nécessité de mesures pour la chaleur dégagée et pour les échanges gazeux corrélatifs, afin de voir si réellement, dans les végétaux, il est possible de mettre en évidence une autre source de chaleur que celle due à la formation de l'acide carbonique, et même une autre source de chaleur que celle due à l'excès d'oxydation.

Les résultats précédents fournissent une réponse positive à cette question et, en même temps, permettent de donner une solution à plusieurs des problèmes que j'ai posés au début de cette étude.

On peut conclure des recherches précédentes que :

1° *La quantité de chaleur dégagée pendant le même temps, par un même poids d'une plante, à la même température initiale, varie avec le développement de la plante. Un maximum se produit dans la première partie de la période germinative* (1), *un autre maximum dans la fleur après l'anthèse ;*

2° *Pendant la première partie de la période germinative, la quantité de chaleur mesurée est supérieure à celle qu'on obtient en calculant la chaleur de formation de l'acide carbonique produit par la plante pendant l'expérience ; elle est même supérieure, en général, à la quantité de chaleur qui serait due à la formation d'acide carbonique par tout l'oxygène absorbé ;*

3° *Pendant la floraison, toutes les fois que la quantité de chaleur a été mesurable, elle s'est montrée au contraire inférieure à la quantité de chaleur calculée par le phénomène respiratoire ;*

(1) Il faut entendre le mot *période germinative* dans le sens le plus large, en comprenant dans la germination au point de vue physiologique aussi bien les tubercules que les graines. Il en serait de même évidemment de l'éclosion des bourgeons des arbres.

4° *Le maximum de chaleur dégagée pendant la période germinative correspond assez sensiblement au maximum d'oxydation, c'est-à-dire au minimum du quotient respiratoire; en tout cas, il coïncide plutôt avec le maximum calculé par l'oxydation totale qu'avec celui calculé par le dégagement de l'acide carbonique;*

5° *La quantité de chaleur dégagée, par une même plante à un même état de son développement, augmente beaucoup avec la température initiale.*

C'est donc lorsqu'on étudie les tissus au moment de la consommation d'une réserve déterminée, comme au début de la germination, que la chaleur dégagée par la transformation des substances de réserve (dédoublements et hydratations) vient, si l'on peut s'exprimer ainsi, *s'ajouter* à celle que produit l'acide carbonique en se formant et à celle que produit l'oxydation interne par l'excès d'oxygène d'absorbé.

Si l'on étudie les tissus au moment de la formation d'une réserve déterminée, comme cela se produit alors que les substances émigrent vers les fleurs ou au début de la formation des fruits, on constate que la chaleur absorbée par la formation des substances de réserve vient au contraire *se retrancher* de la chaleur dégagée par la respiration.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Dispositif du calorimètre Berthelot pour l'étude pendant l'anthèse; *e*, enceinte extérieure contenant de l'eau et recouverte de feutre : T*e*, thermomètre plongé dans l'eau de cette enceinte; A, agitateur; *a*, enceinte interne argentée, reposant sur un triangle de bois b_1; *c*, calorimètre contenant de l'eau reposant sur un triangle de bois b_2; *i*, vase de platine renfermant la fleur et plongé dans le calorimètre; Tc, thermomètre plongé dans l'eau du calorimètre; T*i*, thermomètre placé à côté de la fleur; *ag*, agitateur du calorimètre; *v*, vis pour maintenir immergé le récipient interne.

Fig. 2. — Dispositif du calorimètre pour l'étude de la germination dans l'eau; *g*, graines; T, thermomètre; *a*, agitateur.

Fig. 3. — Dispositif du calorimètre pour l'étude de la germination dans l'air : *g*, graines; *v*, vis pour maintenir le récipient interne; *p*, tube pour faire des prises de gaz; T*i*, thermomètre plongé dans les graines; T*c*, thermomètre plongé dans l'eau du calorimètre.

PLANCHE II.

Fig. 4. — Thermocalorimètre Regnault modifié pour l'étude de la chaleur végétale : P, plantes germant ou parties de plantes entourées par le réservoir à double enveloppe du thermocalorimètre dont le tube gradué en parties d'égal volume est horizontal en *tc*; *e*, enceinte entourée d'eau E à température constante, renouvelée en *r* et *r'*; *a*, agitateur.

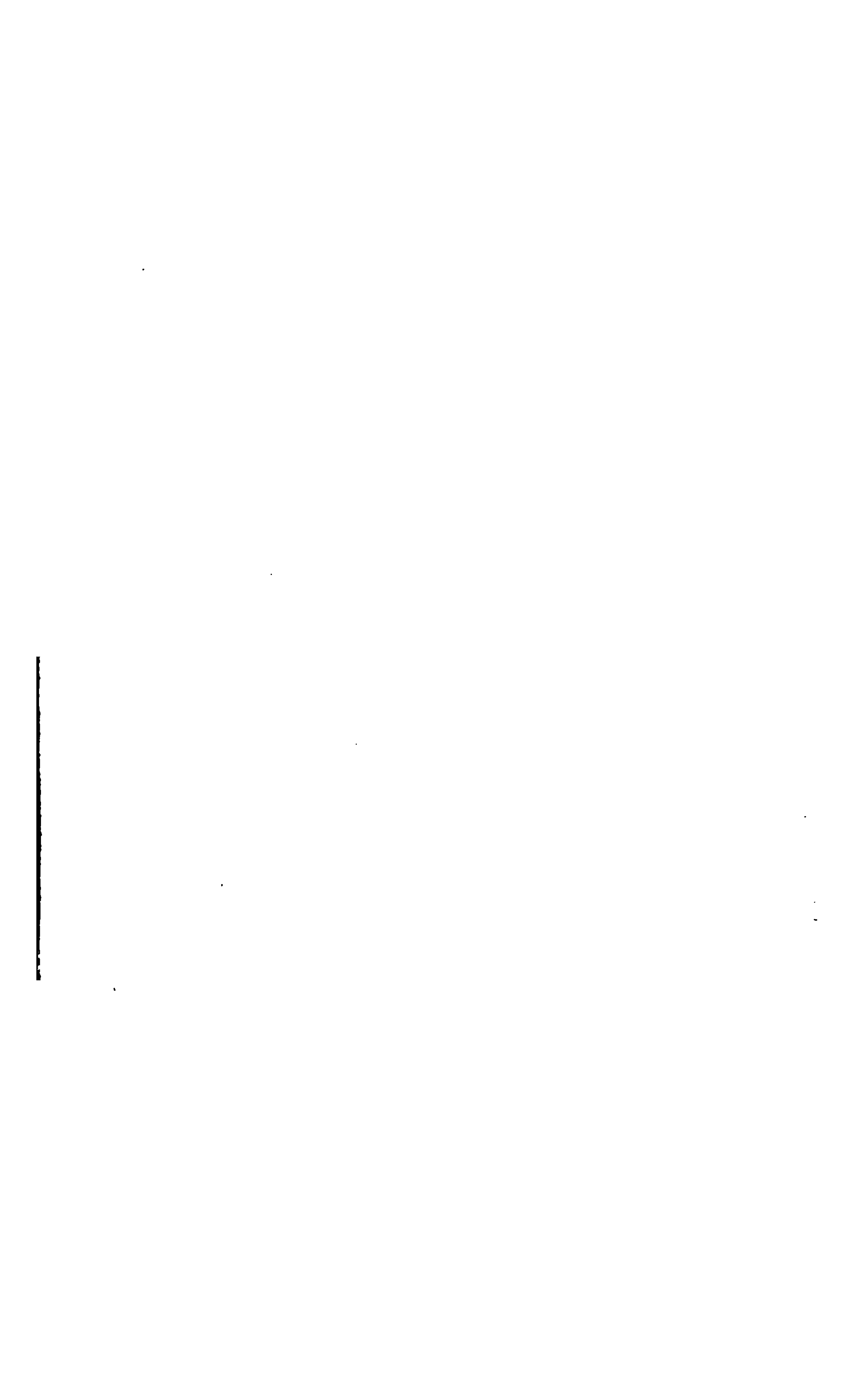
Fig. 5. — Détail du réservoir du thermocalorimètre disposé pour l'étude de la germination : R, R, R, réservoir du thermocalorimètre; E, espace où l'on met les graines germant *g*; *e*, enveloppe externe du réservoir; *i*, enveloppe interne; *tc*, tube du thermocalorimètre.

Fig. 6. — Dispositif du même appareil pour l'étude avec prise de gaz : R, réservoir; *fl*, fleurs; *p*, tube pour les prises de gaz; *tc*, tube du thermocalorimètre.

Fig. 7. — Courbes représentant les quantités de chaleur : D, mesurées; O, calculées d'après l'absorption d'oxygène transformé en acide carbonique; C, d'après le dégagement d'acide carbonique, pour la germination des graines de Pois; M*d*, M*o*, M*c*, maxima pour chaque courbe. Les ordonnées sont proportionnelles aux calories, les abscisses au temps écoulé depuis le début de la germination, à la même température.

Fig. 8. — Courbes analogues pour le Blé; mêmes lettres.

Fig. 9. — Courbes représentant les quantités de chaleur dégagées pendant la floraison du Blé; mêmes lettres.



RECHERCHES

SUR LA

ZONE PÉRIMÉDULLAIRE

DE LA TIGE

Par M. LÉON FLOT.

INTRODUCTION

Lorsqu'on étudie la structure anatomique dans un membre de plante, on peut, d'une manière générale, délimiter de deux manières les régions qui comprennent les différents tissus.

On peut d'abord, sans se préoccuper de l'origine, établir les limites de ces régions par une convention sur la disposition des tissus différenciés. C'est ainsi qu'on a pu dire, en parlant de la tige, que la moelle est une région conventionnelle limitée, en coupe transversale, par une ligne qui passe par tous les vaisseaux les plus internes du bois, normalement à la direction des files de vaisseaux.

Si, au contraire, on rapporte la définition des régions à l'étude du développement des cellules initiales et des tissus jeunes en voie de différenciation, on pourra dire, par exemple, que l'épiderme, quels que soient le nombre de ses assises et leur différenciation ultérieure, comprendra tous les tissus qui proviennent de l'assise la plus externe des cellules initiales, prise au sommet de la tige.

Il arrive parfois que ces deux manières de procéder coïncident parfaitement : tel est presque toujours le cas dans la racine, dont on peut dire que la connaissance exacte a été

établie et définitivement fixée par les remarquables travaux de M. Van Tieghem.

Mais il n'en est pas de même pour toutes les régions d'une tige, ni pour une même région dans des tiges différenciées.

Si, le plus souvent, cette coïncidence entre les deux manières d'envisager les choses se réalise, dans la tige, en ce qui concerne l'écorce, on ne peut pas en dire autant pour les diverses régions du cylindre central. C'est ainsi qu'on a réuni sous le nom de conjonctif les régions connues sous les noms de péricycle, rayons médullaires et moelle, régions qui ont certainement une origine différente.

Je me propose d'examiner, dans ce travail, un certain nombre de faits qui se rapportent à cette dernière question, c'est-à-dire à la délimitation des régions du cylindre central de la tige en tenant compte de leur différenciation et de leur origine.

Si l'on fait une coupe dans la tige d'une plante phanérogame, on rencontre, en général, en dedans des vaisseaux ligneux les plus internes, une épaisseur plus ou moins grande d'un tissu différent du parenchyme central.

1° Quelle est l'origine de ce tissu? Est-elle la même que celle des faisceaux ligneux ou que celle du parenchyme médullaire?

2° Dans celles de ces plantes dont les faisceaux sont séparés par des étendues plus ou moins grandes de cellules (rayons médullaires primaires), les éléments de ces rayons ont-ils la même origine que le tissu libéroligneux, même lorsque leurs cellules, à l'état adulte, sont semblables à celles des régions voisines?

Telles sont les questions que l'on doit se poser avant de chercher à établir les limites respectives des régions, si l'on veut les rapporter à l'origine des tissus de la tige.

En outre, avant d'aborder l'étude de ce sujet, il importe de faire remarquer que dans les cellules qui bordent intérieurement les faisceaux ligneux se développent quelquefois des îlots de tissu criblé, désignés généralement sous le nom

de liber interne. Comme ces formations sont intimement liées à celles qui ont été indiquées plus haut, la partie historique contiendra l'analyse des travaux relatifs au liber interne.

HISTORIQUE

I

Sans remonter jusqu'aux anciens auteurs pour retrouver des opinions aujourd'hui abandonnées sur la nature ou la disposition des différents tissus, je me contenterai de citer, comme point de départ, les travaux de Nägeli, de Karsten, de Schacht, de Sanio, dans lesquels sont traités, avec d'extrêmes divergences d'opinions, quelques points du sujet dont il est question dans ce mémoire.

Nägeli (1) fait dériver tous les tissus d'un méristème primitif au milieu duquel s'organisent des filets de procambium. De ces cordons primitifs dérivent les tissus primaires; plus tard, dans beaucoup de plantes, les faisceaux primaires sont réunis par un anneau de cambium, duquel dérivent les tissus secondaires.

Pour Sanio (2), il existe d'abord un anneau duquel proviendra en grande partie l'épaississement de la plante; c'est l'anneau d'épaississement (*Verdickungsring*). Dans cet anneau naissent les faisceaux primaires; dans beaucoup de plantes, il s'y forme un cercle de cambium qui donne des tissus secondaires. Dans les plantes où le cercle de cambium ne se forme pas, le tissu interfasciculaire se différencie de diverses façons, soit en parenchyme, soit en tissu ligneux.

Ces deux théories si différentes ont donné lieu à de nombreuses discussions. Celle de Nägeli a fini par l'emporter, parce qu'elle semble plus satisfaisante dans un grand nombre de cas. En effet, Sanio est obligé d'avouer que si parfois les faisceaux semblent isolés, c'est parce que les cellules de l'anneau d'épaississement qui les séparent sont semblables à celles

(1) Nægeli, *Ueber das Wachsthum....* (*Beiträge zur wiss. Botanik*, 1858).
(2) Sanio, *Vergleichende Untersuchungen* (*Bot. Zeit.*, n°s 11-15; 47-51, 1863).

de la moelle. Dans de telles conditions, on était fondé à dire que l'anneau n'existait pas, surtout si l'on ne tenait compte que de la distribution des tissus.

Il existe cependant des cas où la théorie de Sanio permet d'expliquer certaines particularités de structure, notamment en ce qui concerne l'accroissement de la tige des Monocotylédones, des Chénopodées, des Polygonées, et dans des travaux postérieurs (1), on l'a reprise en partie pour éclaircir des faits déjà indiqués par Sanio et que la théorie de Nägeli est impuissante à expliquer.

Il est de la plus grande importance de savoir exactement quelles sont les théories rejetées par l'un et par l'autre de ces deux auteurs pour s'expliquer le but des recherches qui vont suivre. Énonçons d'abord l'opinion de Nägeli :

« Schacht, dit-il, fait fonctionner d'abord l'épaississement, et dans celui-ci, les faisceaux de cambium (procambium), ce qui ne concorde pas avec l'état le plus jeune dans le bourgeon terminal. La différenciation postérieure parle contre ce fait, car *il est notoire que la partie des rayons médullaires qui est dans l'étui médullaire, ne diffère pas de la moelle*. Elle peut, comme Chatin l'a démontré, être distinguée comme un lien médullaire. »

Sanio rejette l'opinion de Nägeli, ainsi que celles de Karsten, de Schacht, de Mohl, et croit que la vérité est dans une opinion moyenne.

Il établit, pour l'*Evonymus latifolius*, l'existence d'un anneau primitif dont les cellules sont toutes semblables et fait remarquer que Karsten et H. von Mohl nomment à tort cet anneau *cambium*. Schacht le nomme *anneau d'épaississement*, sans tenir compte de l'anneau cambial qui se différencie entre le bois et le liber. Sanio lui donne le nom d'anneau d'épaississement, parce qu'il a pour effet, dans tous les cas, l'épaississement de la tige et conserve à l'anneau cambial son ancienne signification.

(1) Guillaud, *Anatomie de la tige des Monocotylédones* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, V, 1878).

La théorie de Nägeli est adoptée par M. Sachs (1), qui admet l'existence d'une structure primaire caractérisée par l'existence de faisceaux isolés au milieu d'un conjonctif fondamental. Cependant, au sujet des rayons médullaires, on remarque, dans les expressions dont il se sert, une certaine réserve. « Les portions de tissu fondamental situées entre les faisceaux paraissent, sur la coupe transversale, n'être que des communications radiales entre l'écorce et la moelle ou, comme on les appelle, des rayons médullaires primaires. »

M. Russow (2) pense que dans les Phanérogames on ne trouve pas d'initiales distinctes, mais un massif de cellules (protoméristème) : il admet comme exactes les idées de Sanio, sauf en ce qui concerne l'anneau d'épaississement qu'il ne considère pas comme un tissu différent des autres méristèmes. Il établit une classification des tissus, basée sur l'origine et sur le mode de développement : il en sera question plus loin, dans les conclusions du premier chapitre.

M. Van Tieghem, dans son mémoire classique sur la structure des Aroïdées (3), décrit avec une grande précision la composition des faisceaux; il signale les gaines de parenchyme qui les entourent et établit une classification basée sur la présence ou l'absence d'un anneau d'accroissement dans lequel naissent de nouveaux faisceaux.

En 1882, M. Van Tieghem donne le nom de *péricycle* aux assises comprises entre l'endoderme et le liber (4), et l'année suivante, dans son *Cours d'anatomie comparée* du Muséum, il indique les caractères propres à cette région chez un grand nombre de plantes.

Plus tard, M. Morot (5) décrit avec détail les différents aspects du péricycle ; il fait remarquer, notamment, que

(1) Sachs, *Traité de botanique*, 4e édit., trad. franç., p. 750.

(2) Russow, *Vergleichende Untersuchungen*..... (*Mém. de l'Acad. imp. de Saint-Pétersbourg*, t. XIX, 1872).

(3) Van Tieghem, *Recherches sur la structure des Aroïdées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, VI, 1866).

(4) Van Tieghem, *Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées* (*Bull. de la Soc. bot.*, XXIX, p. 280, 1882).

(5) Morot, *Recherches sur le péricycle* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XX, 1885).

dans certains cas (*Phytolacca*) les faisceaux des rangs extérieurs prennent naissance dans le péricycle.

Depuis, M. Van Tieghem, dans divers mémoires et dans son *Traité de botanique* (1), a montré de plus en plus la grande importance du péricycle, surtout au point de vue de la production des membres endogènes et de la localisation de l'appareil sécréteur.

M. Vesque (2) a remarqué certains cas de cloisonnements actifs dans le parenchyme qui avoisine les trachées et donné au tissu qui en résulte le nom peu explicite de *faux cambium*.

M. Courchet (3) a constaté que le parenchyme interfasciculaire se modifie et peut passer à l'état de sclérenchyme (?) : « Quelquefois il se distingue à peine du parenchyme ambiant. En coupe longitudinale, ces éléments se montrent disposés en séries, très allongés et séparés les uns des autres par des cloisons fortement inclinées. « Il ajoute que » ce tissu forme, dans beaucoup de tiges, des gaines internes ou latérales; dans d'autres Ombellifères, il s'insinue entre le bois et le liber et occupe l'intervalle des faisceaux, de l'écorce à la moelle ».

Dans la seconde édition de son *Traité de botanique*, M. Van Tieghem (4) décrit, chez un certain nombre de plantes, les cellules dont il est question dans ce travail :

« Ailleurs, au contraire, la moelle et les rayons acquièrent plus de solidité par une différenciation locale de leurs cellules en sclérenchyme, *analogue à celle qui se rencontre dans le péricycle*, et cela de diverses manières. Ici le sclérenchyme est localisé en forme d'arc le long du bord interne de chaque faisceau libéroligneux; cet arc interne est seul, comme dans le Berbéride (*Berberis*), la Massette (*Typha*), etc., ou

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, 2e édition, 1891, et *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, VIII, 1889).

(2) Vesque, *Anatomie comparée de l'écorce* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, II, 1875).

(3) Courchet, *Etude anatomique des Ombellifères* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, 1881, p. 107).

(4) Van Tieghem, *Traité de botanique*, 2e édit., 1891, p. 754.

bien il existe en même temps que l'arc externe formé, comme on l'a vu, en dehors du liber par la sclérose du péricycle, comme dans la Renoncule (*Ranunculus*), le Balisier (*Canna*), etc. Là, c'est une couche continue de sclérenchyme qui relie entre elles les pointes internes des faisceaux : Bougainvillée (*Bougainvillea*), Artanthe (*Artanthe*), Chavice (*Chavica*), Népenthe (*Nepenthes*), etc. Ailleurs, le sclérenchyme s'étend le long des rayons médullaires sur les flancs des faisceaux, qu'il enveloppe d'une gaine complète en rejoignant le sclérenchyme périphérique (beaucoup de Graminées, de Cypéracées, etc.), ou même il envahit toute la largeur des rayons, noyant pour ainsi dire les faisceaux dans une épaisse couche fibreuse (beaucoup de Monocotylédones). »

Cette description, fort exacte, ne comprend, comme on le voit, qu'un petit nombre d'exemples et ne s'applique pas au cas où le tissu qui entoure les faisceaux ligneux n'est pas sclérifié. Telle qu'elle est néanmoins, elle m'a été un précieux appui pour continuer mes recherches et pour comparer aux formations péricycliques externes celles qu'on rencontre à la face interne des faisceaux.

Enfin, dans un précédent travail (1), j'ai eu moi-même l'occasion d'étudier la nature des tissus qui composent la tige des arbres, et ce sont les observations que j'ai faites à cette époque qui m'ont fourni les premiers documents des présentes recherches.

II

Dans cette première partie de l'historique, j'ai laissé de côté les travaux qui ont rapport au liber interne. Cette question devant être traitée plus loin avec quelque détail, j'ai cru préférable de réunir en un même paragraphe les divers mémoires publiés sur ce sujet.

La présence du tissu criblé à l'intérieur de l'anneau ligneux a été constatée pour la première fois par Hartig en 1854.

(1) Flot, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des arbres* (*Revue générale de botanique*, 1890).

Depuis cette époque, de nombreux travaux ont été consacrés à la description de ce tissu dans différentes familles. Je citerai seulement les noms de Hugo von Mohl, Hanstein, Sanio, Schreiber, Russow, parmi ceux des auteurs qui ont le plus contribué à faire connaître ce tissu.

Dans son *Traité d'anatomie comparée*, de Bary (1) a imaginé, pour les faisceaux à double liber, la dénomination de « faisceaux bicollatéraux » ; il ne s'occupe pas de l'origine du tissu criblé interne.

Plus tard, M. Petersen (2) étudie le liber interne dans les familles où on l'avait signalé : il remarque que ce liber fait partie du système libéroligneux et naît dans des cellules particulières qui sont à la limite interne de l'anneau d'épaississement. A ce sujet, il donne quelques explications sur le développement, mais les exemples qu'il cite sont trop peu nombreux pour pouvoir servir à une généralisation.

M. Hérail (3) étudie les anomalies de structure de la tige et s'occupe du liber interne. Il n'admet pas la dénomination de faisceaux bicollatéraux, sauf pour les Cucurbitacées. D'après ses conclusions, le liber interne naît dans la moelle : la raison en serait que ce tissu apparaît quelquefois après la formation du faisceau normal, et que certaines tiges présentent des faisceaux criblés dans leur région centrale.

M. Van Tieghem (4) reproduit les observations de M. Hérail avec une légère restriction, qui a ici son importance : il place en effet le lieu d'origine du tissu criblé interne dans les cellules *périmédullaires* et fait une distinction entre les faisceaux criblés nés à la périphérie de la moelle et ceux qu'on rencontre au centre de la tige.

M. Lamounette (5) reprend tous les travaux antérieurs et

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, 1877, p. 331.

(2) Petersen, *Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel*, etc. (*Botanische Jahrbücher für Systematik*, 1882).

(3) Hérail, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones* (*Ann. sc. nat.*, 1886).

(4) Van Tieghem, *Traité de botanique*, 2e édit., p. 755.

(5) Lamounette, *Recherches sur l'origine morphologique du liber interne* (*Ann. sc. nat.*, 1891).

s'applique à démontrer que le liber interne possède une origine toute différente de celle du faisceau. Il conclut comme M. Hérail : le liber interne a une origine médullaire, et ajoute : même chez les Cucurbitacées.

Dernièrement enfin, lorsque ce travail était en cours de rédaction, j'ai eu connaissance d'un mémoire de MM. Scott et Brebner (1), dans lequel ces auteurs étudient l'origine du liber interne dans quelques familles. Leurs observations concordent avec celles de M. Petersen et avec les miennes. On peut toutefois regretter que le nombre des plantes étudiées ne soit pas plus considérable et que l'absence de figures spéciales empêche de vérifier les faits énoncés dans ce mémoire.

CHAPITRE PREMIER.

ÉTUDE DU POINT VÉGÉTATIF ET DES TISSUS QUI EN DÉRIVENT.

Pour cette étude, je décrirai un certain nombre d'exemples, choisis, un peu au hasard, dans diverses familles, notamment dans celles qui présentent du tissu criblé au-dedans des formations ligneuses.

Afin d'éviter les causes d'erreur, je n'ai pris que des extrémités verticales de branches non florifères, et, sauf naturellement pour les plantes herbacées, prises sur des plantes âgées. C'est, à mon avis, la meilleure façon d'obtenir des résultats exacts : l'étude de la région hypocotylée, ainsi que celle des jeunes plantes de semis, montre que la structure pendant la première année est souvent différente de ce qu'elle sera dans le cours de toutes les années qui suivront. C'est pour la même raison que les bourgeons terminaux étudiés n'ont pas été pris à l'état de repos, mais choisis au contraire sur des extrémités verticales en voie de développement.

Il est bon d'ajouter que l'étude des coupes transversales

(2) D. H. Scott and G. Brebner, *On the internal Phloëm in the Root and Stem of Dicotyledons* (*Annals of Botany*, vol. V, n° XIX, 1891).

seules est insuffisante à donner une idée exacte de la nature et de la disposition des tissus. Dans le méristème terminal en voie de différenciation, il arrive fréquemment que des éléments allongés ont un diamètre transversal égal à celui des éléments voisins, dont les dimensions sont, par exemple, égales sur toutes les faces. Dans ce cas, si l'on se contente d'une section transversale, on est exposé à confondre des éléments essentiellement différents : nous en verrons plus loin de nombreux exemples. C'est surtout près du sommet de la tige que ces causes d'erreur peuvent se produire, en raison de la faible différenciation des tissus. Pour ce motif, toutes les descriptions qui suivront ont été établies d'après l'observation de coupes longitudinales, en ce qui concerne l'origine des tissus; les coupes transversales ont servi à décrire la distribution des divers éléments dans les différentes régions.

Je ne ferai pas ici l'énumération de tous les travaux qui se rapportent à l'étude du point végétatif, attendu que cette question n'est traitée qu'accessoirement. On trouvera d'ailleurs une critique remarquable de tous ces ouvrages dans le mémoire d'un botaniste distingué dont la mort prématurée est une perte pour la science (1). Douliot a étudié un grand nombre de Dicotylédones, parmi lesquelles se trouvent quelques-unes des espèces décrites ci-après. Pour certaines plantes, j'ai quelquefois trouvé plus d'initiales que n'en indique le travail cité. A part cette différence, qui, dans le cas présent, est pour moi d'importance secondaire, mes observations concordent en général avec celles de Douliot, à tel point que je me suis abstenu de représenter quelques figures qui n'auraient semblé que des reproductions. Je suis heureux surtout d'y avoir trouvé la confirmation complète de mes conclusions, relativement au parenchyme central; et cela peut avoir quelque importance si je fais remarquer que je n'ai pris connaissance du travail de Douliot qu'après avoir

(1) Henri Douliot, *Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames* (*Ann. sc. nat.*, 7e série, XI, 1890).

achevé pour ma part à l'étude du point végétatif et que le but que nous poursuivions était absolument différent.

I. — Plantes sans liber interne

Evonymus japonicus.

La coupe figurée sous le n° 1, pl. III, montre au-dessous de l'épiderme deux assises qui sont les initiales de l'écorce. La quatrième donne vers la gauche, en *mv*, des cellules qui se cloisonnent, principalement dans le sens longitudinal; elles sont allongées, se distinguent nettement de leurs voisines, tant par leur forme que par leur contenu plus abondant. La cinquième assise prend également part à cette formation. L'assise suivante ne donne de cloisonnements longitudinaux que d'un côté de la tige. Au-dessous de ces six assises, dont les éléments sont régulièrement superposés, se trouve un groupe de trois assises de cellules isodiamétriques, qui forment le parenchyme central. Jusqu'à ce point nous sommes dans le méristème primitif, sans différenciation appréciable. A partir de cet endroit, les tissus prennent des caractères propres. Les cellules issues des assises initiales externes se rattachent par leur forme à celles des feuilles en voie de croissance. Elles enveloppent, à droite et à gauche sur la figure, c'est-à-dire sur tout le pourtour de la tige, une épaisseur de quatre à six cellules, allongées, subdivisées en longues cellules par des cloisons longitudinales. Ce cloisonnement s'avance un peu plus en hauteur d'un côté que de l'autre. Nous retrouverons souvent cette différence, plus marquée encore, dans les plantes à feuilles alternes.

Sans préjuger en rien des conclusions de ce travail, nous pouvons faire remarquer que cette région, dont les éléments sont allongés dans le sens de l'axe, est ce que beaucoup d'anatomistes désignent sous le nom de procambium. Quel que soit le diamètre suivant lequel on coupe, la figure reste sensiblement la même quant aux cellules terminales : on y trouve *toujours* ces deux régions de cellules allongées,

disposées symétriquement par rapport à l'axe de la tige. Dans ce premier entre-nœud, on ne rencontre pas de vaisseaux.

Le centre de la tige est occupé par du parenchyme qu'on peut distinguer à première vue, dès le premier entre-nœud, du tissu qui l'entoure. Les cellules sont en discordance avec les éléments allongés décrits plus haut et le sens des cloisons méristématiques est perpendiculaire aux cloisons longitudinales des cellules longues : elles sont horizontales et très nombreuses. La distinction entre les deux régions est très visible en *mvi* (fig. 1, pl. III), où les cloisons sont à angle droit avec le tissu allongé. Partant de ce point et remontant jusqu'au sommet, on constate que le tissu allongé a pour initiales les assises 4, 5 et 6 du point végétatif. Le parenchyme central provient du cloisonnement des cellules situées au-dessous de la sixième assise en *M*. L'îlot de parenchyme, qui se trouve en ce point *M*, ne forme pas d'assises de cellules se recouvrant, comme les premières ; elles sont disposées sur deux rangs, sans ordre bien défini.

A mesure qu'on descend dans les entre-nœuds plus âgés, la différence entre les diverses régions s'accentue. Vers le sixième entre-nœud, la région des cellules allongées ne peut être confondue avec le parenchyme central, non plus qu'avec le parenchyme cortical. C'est dans cette région que naissent les premiers vaisseaux ligneux et les premiers tubes criblés. *Le premier vaisseau ligneux apparaît dans l'une des assises les plus internes, mais non dans la première ;* de même le premier tube libérien naît un peu en dedans de la limite externe de la région des cellules longues. Plus bas, *on trouve, en dedans du bois, une certaine épaisseur de tissu* à éléments longs, parenchymateux, en parfaite continuité avec tout le tissu allongé supérieur. Lorsque la coupe passe par un espace interfasciculaire, *les cellules allongées existent seules.* Leur disposition est alors celle de la figure 10, pl. VI (*mv*).

Remarque. — Les expressions « premier ou second entre-

nœud », désignent les entre-nœuds contenus dans le bourgeon terminal et non ceux que l'on peut distinguer à l'œil nu. Ils sont comptés à partir de la première feuille en voie de différenciation; cette manière de procéder n'a d'ailleurs rien d'arbitraire; lorsque les tissus de la feuille ont acquis plus que la valeur d'une simple émergence, une différenciation correspondante s'établit dans le cylindre central, et il est possible de distinguer, même et surtout dans le parenchyme central, une assise de cellules de forme particulière, qui est le plancher du premier nœud. Les distinctions disparaissent quelquefois dans les nœuds plus âgés.

Quercus pedunculata.

Les deux coupes figurées sous les nos 2 et 3, pl. III, font partie d'une série de sections pratiquées dans le point végétatif d'un Chêne pédonculé. La coupe (fig. 2) passe par le sommet exact de la tige, la coupe (fig. 3) est tangentielle.

Sous l'épiderme, l'écorce naît d'une seule assise initiale, mais le nombre des assises augmente rapidement par suite de l'apparition précoce de cloisons parallèles à la surface de la tige. Par suite de l'inégalité du développement, on ne trouve d'abord ces cloisons que sur un côté de la tige. Audessous sont deux autres assises dans lesquelles se produisent des cloisonnements. Enfin, le centre est occupé par des cellules dont les supérieures, à section hexagonale, semblent des segments détachés de la quatrième assise initiale : ces cellules centrales se disposent bientôt en files longitudinales assez régulières.

Quand la coupe devient tangentielle, les trois régions sont toujours aussi nettes, mais la région moyenne prend au sommet un aspect particulier, à cause de la direction dans laquelle sont coupés les éléments allongés dont les assises s'incurvent vers le sommet. La région du tissu allongé se fait remarquer ici encore par des limites très nettes *mve*, *mi* (fig. 3, pl. III).

Toutes les coupes de cette série présentant à peu près la

même disposition dans le groupement des cellules, on peut en conclure que le tissu caractérisé par les cloisons longitudinales fait le tour de la tige avant la différenciation des faisceaux. C'est dans l'une des cellules internes de cette région que naît le premier vaisseau; la partie figurée ne renferme encore aucun élément vasculaire.

Æsculus Hippocastanum.

Une branche de Marronnier d'Inde présente un sommet terminal aplati dans lequel les assises initiales sont superposées avec une assez grande régularité (fig. 4, pl. IV). L'écorce a deux assises; les quatre suivantes prennent de nombreuses cloisons longitudinales et donnent naissance à une zone d'éléments allongés bien délimitée; le parenchyme central est surtout remarquable par sa différenciation précoce. Les cellules qui lui donnent naissance forment sous la 7e couche d'initiales une assise irrégulière, de cinq ou six cellules hexagonales, desquelles proviennent, immédiatement, des files très règulières de cellules, rangées en séries longitudinales et ayant une largeur double de leur hauteur. Cette disposition des éléments du parenchyme central se retrouve dans d'autres plantes, mais rarement avec la même régularité. Un peu plus bas, la région médiane, comprise entre l'écorce et le parenchyme central, est toujours bien distincte, quoique les cellules des régions voisines aient pris des dimensions en hauteur un peu plus grandes. C'est dans cette bande d'éléments allongés que naissent les vaisseaux : *les premiers vaisseaux ligneux ne sont pas en contact avec le parenchyme central;* ils en sont séparés par quatre ou cinq assises de cellules allongées provenant des segments latéraux des initiales. Sur la coupe transversale, cette disposition est facile à vérifier. L'écorce est séparée du parenchyme central par un anneau de cellules dont la section est plus petite que dans les cellules extérieures ou intérieures. Dans cet anneau naissent les faisceaux, *mais le premier vaisseau naît un peu en dehors de la*

limite entre l'anneau et le parenchyme central. L'ovale formé par la section transversale du faisceau libéroligneux tout entier est *inclus* dans l'anneau qui borde de quelques assises cellulaires tout le cercle des faisceaux et remplit les intervalles qu'ils laissent entre eux.

Soit que la coupe longitudinale passe par un faisceau, soit qu'elle passe par un espace interfasciculaire, la disposition générale des cellules est toujours la même ; on trouve toujours entre l'écorce et le parenchyme central une bande de cellules allongées.

Solidago Virga-aurea.

La coupe longitudinale de l'extrémité d'un rhizome montre, à quelque distance du sommet, une bande de cellules allongées contenant des vaisseaux. *En dedans des éléments du tissu vasculaire, on remarque quelques assises de cellules allongées*, distinctes par leur forme de celles du parenchyme central. Si nous remontons jusqu'au sommet végétatif, nous pouvons nous convaincre que toutes ces cellules allongées ont une origine commune. Sous l'épiderme, on trouve quatre rangées d'initiales, dont la première est en partie dédoublée : les deux initiales supérieures produisant l'écorce, les autres le cylindre central (fig. 5, pl. IV). Les cloisonnements longitudinaux s'opèrent avec une grande activité, près du sommet, dans les cinquième, sixième et septième assises qui sont à gauche dans la figure . Le parenchyme central qui remplit la pointe formée par les assises supérieures se cloisonne aussi, mais la direction des cloisons est perpendiculaire à l'axe, de sorte que, dès le début de l'activité du méristème primitif, il est possible de distinguer dans le cylindre central deux régions qui deviendront de plus en plus différentes. Dans la figure 5, pl. IV, on voit en *mv* le début des cloisonnements longitudinaux de la région qui produira, comme cela a été constaté quelques lignes plus haut, les éléments vasculaires de la tige, *ainsi que les éléments allongés qui les accompagnent.* La même

figure montre en *pc* les premiers cloisonnements de la région centrale.

Le parenchyme central a pour origine les cellules situées au-dessous de la sixième assise initiale : ce petit groupe semble formé par des segments détachés des initiales de la sixième rangée. Le cylindre central procède donc tout entier des mêmes initiales et se différencie dès le début des cloisonnements, en deux régions caractérisées par leur mode de croissance.

Hedera Helix.

Le point végétatif du Lierre nous montre sous l'épiderme, une écorce formée par trois assises de cellules assez régulièrement disposées. Dans la figure 4, pl. III, on les voit se cloisonner activement près de l'insertion de la feuille *a*. Au-dessous se trouve un groupe de cellules dont le fonctionnement est très remarquable.

Dans ces cellules, plus grandes que celles qui les environnent, on observe des cloisons horizontales qui découpent les initiales en trois étages : les deux supérieures donnent à droite et à gauche une zone à éléments allongés ; l'inférieure, dont les segments sont souvent en forme de voûte, donne le parenchyme central, qui se fait remarquer, dès les premières divisions, par l'alignement vertical de ses éléments; ses cellules s'allongent peu dans le sens vertical et se partagent par des cloisons minces. Il semble donc qu'ici comme, dans l'exemple précédent, malgré la différenciation immédiate des deux régions qui composent le cylindre central, elles aient des initiales communes dans le point végétatif, le parenchyme central provenant de segments découpés dans l'assise initiale inférieure.

Les cellules qui recouvrent le parenchyme central ainsi différencié prennent bientôt une forme allongée et de nombreuses cloisons longitudinales y apparaissent ; dans la partie figurée (fig. 4, pl. III), on les voit se diriger vers la feuille *a*, pour y former l'appareil conducteur et le tout vient se rac-

corder avec les faisceaux qui sont déjà formés dans la feuille inférieure. Les cellules spiralées s'unissent bientôt en un vaisseau qui vient occuper la partie intérieure de l'anneau libéroligneux : *il est séparé de la moelle par plusieurs éléments allongés, provenant des mêmes initiales que les vaisseaux*. Ces éléments ne peuvent être, sans erreur, confondus avec le parenchyme médullaire qui est à un état de différenciation beaucoup plus avancé et dont la limite externe est très nette depuis le point végétatif.

Begonia ascotiensis.

Dans les Bégoniacées, le point végétatif est aplati, et si l'on observe une coupe longitudinale comprenant plusieurs entre-nœuds, on remarque que les cloisonnements longitudinaux qui caractérisent la région vasculaire se rendent, d'un côté, dans la première feuille en voie de croissance ; de l'autre, ils se détachent du faisceau foliaire de la seconde feuille, déjà bien développée, et s'incurvent brusquement vers le sommet végétatif. Au premier abord, il semble que la confusion soit grande dans les cellules initiales, mais il n'est plus de même si l'on se limite au sommet lui-même, comme le représente la fig. 8, pl. III. L'écorce a deux assises d'initiales. Cependant les cellules provenant de l'assise inférieure (dédoublée sur la figure) présentent quelque confusion avec celles qui sont données par les assises sous-jacentes. Les deux assises suivantes (4[e] et 5[e]) donnent le cylindre central, et dès le début, du côté où se formera une feuille (à gauche sur la figure), on peut observer la différenciation en deux régions, grâce au cloisonnement des segments latéraux. Le parenchyme central se laisse reconnaître dès le début, par ses cellules allongées, que divisent des cloisons horizontales. Plus tard, le caractère dû à ce mode de division s'atténue et même disparaît, mais les cellules de la moelle proprement dite restent toujours isodiamétriques, ou même aplaties, tandis que celles qui les entourent sont plus allongées.

Les cellules issues des segments latéraux des quatrième

et cinquième initiales forment une bande continue, dont les éléments internes prennent peu à peu sur la coupe longitudinale, une forme polygonale irrégulière et ne diffèrent des cellules centrales que par leur plus grande longueur relative. Les premiers vaisseaux apparaissent dans les cellules extérieures à cette zone interne.

Achyranthes Verschaffeltii.

C'est dans cette espèce que j'ai rencontré le plus petit nombre d'initiales, parmi les Dicotylédones que j'ai étudiées. Sous l'épiderme, on rencontre deux cellules quelquefois divisées (fig. 6, pl. IV). Les segments latéraux qui en procèdent sont presque toujours divisés de très bonne heure par des cloisons perpendiculaires à la surface du point végétatif. Dès que ces cloisonnements ont apparu, on peut distinguer deux régions : l'une, externe, comprenant l'écorce et la région vasculaire ; l'autre, interne, fournie par le cloisonnement des segments inférieurs de la troisième initiale : cette dernière offre tous les caractères que nous avons pu constater jusqu'ici dans le parenchyme central, tant au point de vue de la forme des éléments qu'à cause de leur mode de division. Si donc la limite externe du parenchyme central peut être établie avec quelque certitude, on n'en peut dire autant pour les régions qui lui sont extérieures, et les limites ne peuvent être établies qu'au point où les faisceaux foliaires pénètrent dans le cylindre central.

Euphorbia Lathyris.

Les faisceaux de la tige différenciée sont accompagnés, à leur partie interne, d'une ou plusieurs assises de cellules allongées, en dedans desquelles se trouvent les cellules de la moelle, si remarquables par leur disposition en chapelets anastomosés. Si l'on remonte jusque dans le point végétatif, il semble que la confusion soit extrême dans l'origine des tissus. Cependant, avec un peu d'attention, on peut reconnaître l'agencement tout particulier des cellules du méristème pri-

mitif. Les assises initiales sont très nombreuses et l'on n'y trouve point la superposition régulière qu'on observe dans beaucoup de plantes et qui permet de délimiter avec exactitude le nombre d'initiales propre à chaque région. Si cependant nous examinons attentivement la figure 1, planche IV, nous comptons sous l'épiderme neuf assises d'initiales, caractérisées par ce fait que vers la gauche, où la différenciation des tissus primaires est moins proche du sommet végétatif, certaines cellules se sont étendues considérablement dans le sens des surfaces de séparation des assises et se sont ensuite divisées par des cloisons perpendiculaires à ces surfaces.

A droite, on voit, en *a*, l'ébauche de la première feuille ; elle est indiquée, à l'intérieur de la tige, par des cloisonnements qui s'étendent depuis l'épiderme jusqu'à la neuvième assise et se continuent avec la zone à éléments allongés dans laquelle naissent les vaisseaux. Les cloisons qui subdivisent les huit premières assises sont perpendiculaires à la direction des couches d'initiales ; dans la neuvième, on voit des cloisons se diriger vers le sommet proprement dit.

Le nombre des assises de l'écorce, qu'il serait à peu près impossible de fixer si l'on ne considérait que la région de la feuille *b*, est nettement indiqué à droite par le trait de force *l*, qui existe dans la préparation ; ce nombre est de cinq assises. A la face interne de la bande de cellules allongées *mvi*, et au-dessous de la neuvième assise, les cellules du parenchyme central prennent d'abord une forme isodiamétrique (*pc*), puis s'allongent, prennent, perpendiculairement à leur plus grande dimension, une ou plusieurs cloisons et forment ainsi les chapelets qui caractérisent la moelle dans cette espèce. Il en est ainsi, par exemple, dans la cellule *c*. En même temps apparaissent, dans cette région, les lacunes caractéristiques de la moelle (*lac*,. fig. 1, pl. IV).

Une couche de cellules, appartenant au parenchyme central, accompagne la bande de cellules allongées : à la face interne de cette bande, *un certain nombre des cellules qui la composent séparent de la moelle les premiers vaisseaux.*

II. — Plantes a liber interne

Solanum nigrum.

L'échantillon observé avait dix centimètres de hauteur. Les feuilles complètement formées étaient normales. On sait, en effet, que les feuilles incluses dans une gemmule ou dans un bourgeon terminal à l'état de repos ne ressemblent pas toujours à celles que la plante produit dans le cours de la période végétative. De nombreuses observations me permettent d'affirmer que c'est seulement quand les feuilles ont acquis la forme qui caractérise l'espèce qu'on peut dire que la structure de la tige est devenue normale. Un grand nombre d'observateurs ont commis des erreurs pour avoir méconnu cette règle.

L'extrémité de la plante représentée planche III, figure 6, nous montre un point végétatif arrondi ; sous l'épiderme, une assise de cellules, qui donne l'écorce ; au-dessous, deux assises, ou une assise dédoublée qui se cloisonne de très bonne heure dans le sens longitudinal (*m v*). Le cloisonnement est beaucoup plus avancé d'un côté que de l'autre, à cause du développement de la feuille *a* et de l'alternance foliaire. Les files de cloisons longitudinales se prolongent dans cette feuille *a*. En dedans de ces assises cloisonnées, le parenchyme central forme un massif dont les éléments se disposent en files verticales, avec des dimensions assez grandes et des cloisons horizontales. Dès ce moment, les régions de la tige sont nettement indiquées : l'épiderme, l'écorce, une région caractérisée par ses cloisonnements longitudinaux, et le parenchyme central.

Les cellules centrales qui correspondent aux nœuds sont aplaties de haut en bas (*n*).

Dans le second entre-nœud, on voit les premiers vaisseaux ligneux apparaître *à l'intérieur* de la zone à cellules allongées. *Il reste, entre les vaisseaux et le parenchyme central, quelques éléments allongés* dans lesquels on observe un cloisonnement

longitudinal très actif; de nouveaux éléments vasculaires se produisent ainsi, *à l'intérieur de la bande de cellules allongées:* c'est du tissu criblé qui se forme. Les éléments ainsi formés en dedans du bois et en dehors du parenchyme central, deviennent de plus en plus nombreux, à mesure que la tige s'accroît, et lorsqu'on les observe dans une tige bien développée, on les trouve formés de parenchyme allongé, de tubes criblés groupés par fascicules dans des cellules recloisonnées : il s'y joint quelquefois des fibres provenant de la lignification des cellules contiguës au parenchyme central.

On voit, par cet exemple, la raison pour laquelle j'ai cru bon d'insister, au commencement de ce travail, sur la manière de délimiter les tissus. Les tubes criblés internes du *Solanum nigrum* naissent, sans conteste, à l'intérieur d'une zone à éléments allongés, provenant d'une ou de deux assises initiales. Au moment où les premiers vaisseaux ligneux ou libériens apparaissent, le parenchyme central est depuis longtemps différencié comme tissu et n'a aucune part à la formation des éléments criblés internes. Si l'on convient de lui donner le nom de moelle, la limite externe de la moelle sera *exactement* en *l;* de cette façon, elle ne comprendra que des cellules ayant toutes la même origine; si, au contraire, on fixe comme limite extérieure de la moelle, le premier vaisseau ligneux, le tissu criblé interne sera médullaire, mais il faudra reconnaître que, dans la région médullaire, il y a lieu de distinguer deux parties d'origine différente.

Petunia nyctaginiflora.

On compte dans le point végétatif de cette plante cinq assises d'initiales, dont une pour l'épiderme, deux pour l'écorce, deux pour le cylindre central.

Ces dernières donnnent latéralement des segments qui prennent une forme allongée et de nombreuses cloisons longitudinales; la cinquième assise produit, à sa partie inférieure, des segments qui donnent le parenchyme central. Ce

tissu forme, dès le début, des cellules tabulaires, disposées assez régulièrement en files longitudinales. La délimitation entre le parenchyme central et la région à cellules allongées qui l'entoure est fort nette : en effet, les cloisons qui subdivisent les cellules dans ces deux régions sont respectivement perpendiculaires. L'apparition des premiers vaisseaux ligneux et du tissu criblé interne a lieu de la même façon que dans le cas précédent. Le parenchyme central est déjà bien différencié lorsque les vaisseaux apparaissent dans la bande de cellules allongées qui l'enveloppe, et aucune confusion n'est possible en ce qui concerne l'origine du tissu criblé interne.

Epilobium hirsutum.

Dans le premier entre-nœud de cette plante, les cellules de la moelle ont une forme plus allongée que dans les exemples précédents : elles sont néanmoins trois ou quatre fois plus larges que celles de la zone qui les entoure et qui proviennent des assises initiales moyennes. La démarcation entre les deux régions est encore plus nette dans les entre-nœuds suivants, où le parenchyme central est formé d'éléments tabulaires. Le premier vaisseau ligneux apparaît dans la quatrième rangée du tissu allongé; le tissu criblé interne se forme par division de ces quatre assises qui bordent intérieurement le faisceau et qui ont avec lui une origine commune.

Si l'on se contente d'observer des coupes transversales, on sera fatalement induit en erreur par cet exemple, car sur une telle section, les cellules allongées laissées en dedans du bois ne se distinguent presque pas de celles de la moelle. De plus, les tubes criblés formés ne sont pas en contact avec les éléments ligneux, car un certain nombre de cellules se différencient en parenchyme. La coupe longitudinale seule, faite sur une étendue assez grande pour embrasser la région différenciée et les tissus primitifs, permet d'affirmer que le tissu criblé interne est formé des mêmes éléments qui produisent les vaisseaux du bois et le liber externe.

Vinca major.

Le point végétatif de cette plante est très étroit, bien que j'aie étudié des branches bien développées et relativement grosses. Les assises initiales sont au nombre de cinq (fig. 2, pl. IV); une pour l'épiderme, deux pour l'écorce, deux pour le cylindre central. Dans la figure 2 de la planche IV, on voit à gauche de nombreux cloisonnements se diriger vers la première feuille. Plus près du point végétatif, les cellules de la quatrième et de la cinquième assise sont seulement allongées. Au-dessous de la cinquième assise se trouve un groupe de cellules qui pourraient être considérées comme une sixième rangée d'initiales; en effet, elles détachent, par des cloisons horizontales, des segments disposés en files longitudinales, qui forment le parenchyme central. Ce tissu prend immédiatement des caractères qui permettent de le distinguer des tissus environnants : ses cellules sont isodiamétriques, plus hautes et beaucoup plus larges que celles qui l'entourent et pourvues d'un contenu moins abondant. Les deux régions ainsi délimitées se prolongent côte à côte, avec le même aspect jusqu'au troisième nœud; à cette hauteur apparaissent les premiers vaisseaux : ils arrivent de la troisième feuille où ils sont déjà bien formés, et, après s'être brusquement incurvés, pénètrent dans le cylindre central. Si nous recherchons le lieu d'origine des vaisseaux spiralés, nous les voyons naître dans la quatrième ou la cinquième rangée de la bande de cellules allongées : *nulle part ils ne confinent directement à la moelle.* A l'endroit où ils apparaissent, les deux libers sont déjà organisés et possèdent de fins tubes criblés : leur situation, l'un à la face externe, l'autre à la face interne du méristème allongé, est symétrique et n'a aucun rapport avec le parenchyme central.

Marsdenia erecta.

Le point végétatif surbaissé montre, au-dessous de l'épiderme, trois rangées d'initiales pour l'écorce, et trois pour le

cylindre central. De ces dernières, l'inférieure produit le parenchyme central, dont les cellules ont une section hexagonale ; celles du tissu qui les entoure sont prismatiques. La démarcation entre les deux régions n'est pas aussi nette que dans certains exemples précédemment décrits : cela tient à la très faible différenciation qu'on observe dans le premier entre-nœud. Le premier nœud est indiqué par l'apparition de nombreuses cloisons horizontales ; dans le plancher ainsi formé, on voit la coupe de deux tubes laticifères.

Le second entre-nœud renferme, en dehors du conjonctif central, un anneau bien délimité, formé par du méristème allongé différent du parenchyme central. Les vaisseaux ligneux naissent plus bas, dans l'une des assises internes de l'anneau, et le tissu allongé qu'ils séparent vers l'intérieur forme des faisceaux criblés.

Periploca græca.

Cette Asclépiadée ne présente pas de différenciation appréciable dans le premier entre-nœud. Dans le second, l'anneau de méristème allongé se forme, mais je n'y ai rencontré aucun vaisseau. Dans le troisième, les vaisseaux apparaissent, laissant entre le plus interne d'entre eux et le parenchyme central différencié trois ou quatre assises de méristème long, origine du tissu criblé interne.

Oenothera biennis.

Cette plante est l'une de celles où la différenciation du tissu criblé interne est le plus précoce. Les deux libers naissent dans une position symétrique, à l'intérieur de l'anneau de cellules allongées. Mais le liber interne forme un lacis irrégulier de faisceaux, de telle sorte que, dans les coupes tangentielles, ceux-ci présentent l'aspect des mailles d'un filet.

Tecoma radicans.

Les tissus de la tige naissent de six assises d'initiales : une pour l'épiderme, deux pour l'écorce, trois pour le

cylindre central : la dernière donne le parenchyme central, dans lequel se manifestent de bonne heure des cloisonnements horizontaux. La quatrième et la cinquième donnent un méristème allongé, dans lequel je n'ai pas rencontré de vaisseaux formés avant le troisième entre-nœud. Le premier vaisseau naît dans la troisième rangée des cellules internes du méristème allongé.

Datura ferox.

Les cellules de la région terminale ne sont pas, à beaucoup près, aussi nettement délimitées dans cette Solanée que dans les exemples précédents et si l'on veut se borner à décrire les choses comme elles sont, sans recourir aux traits de force parfois si complaisants, on devra avouer qu'il règne une certaine confusion dans les assises du point végétatif, surtout en ce qui concerne l'écorce et la région sous-jacente. Seules les cellules de la région centrale sont faciles à reconnaître, par leurs cloisonnements horizontaux. Tout autour du parenchyme central, les cellules du méristème allongé se différencient en un anneau qui a pour origine au sommet un massif de trois assises (*mv*, fig. 5, pl. III). A la partie inférieure de ce massif, se trouvent quelques cellules qui doivent être rangées au nombre des initiales et qui, par le moyen de cloisons horizontales, détachent des segments qui formeront le parenchyme central. Dès le point M, le jeu des deux méristèmes établit une limite morphologique entre le tissu central et celui qui l'enveloppe. La netteté de cette délimitation ne fait que s'accroître à mesure qu'on descend dans les régions plus développées de la tige et l'on peut observer que le premier vaisseau qui apparaît naît à l'intérieur de la zone de cellules allongées *mv*, dont quelques-unes sont déjà différenciées en tubes criblés. On rencontre, dans la partie interne de cette zone, entre les vaisseaux ligneux et les tubes criblés, des cellules de parenchyme, d'abord allongées avec des extrémités en sifflet. Plus tard, ces cellules prennent un développement

en largeur analogue à celui de toutes les cellules parenchymateuses dans cette plante. C'est l'observation de ces cellules en coupe transversale qui a fait croire à certains auteurs que le tissu criblé interne était médullaire.

CONCLUSIONS DU PREMIER CHAPITRE.

Les observations qui précèdent permettent de voir maintenant ce qu'il y a d'inexact dans les théories de Nägeli et de Sanio et de se faire une idée de cette opinion moyenne dont parle ce dernier auteur (1) et dont M. Russow a donné la formule la plus approchée. Pour cela, il est nécessaire de passer rapidement en revue les principales théories qui ont cours actuellement.

Hanstein (2), considérant les éléments de l'extrémité de la tige au point de vue purement histogénique, y reconnaît trois régions : le dermatogène, le périblème et le plérome. Voyons maintenant quelles sont les distinctions qui ont été établies ultérieurement dans la structure primordiale du plérome.

M. Russow (3) tient compte et de l'origine et de la destinée des cellules primitives. Il partage le protoméristème en trois régions : existème, mésistème, endistème. L'existème donne tous les tissus jusqu'à l'endoderme ; l'endistème donne la moelle, et le mésistème, qui seul nous occupe ici, se différencie en desmogène et tissu interposé (rayons). On peut objecter à cette théorie que, sauf dans la période primitive de la différenciation, il n'y a pas de limite précise entre le mésistème et l'endistème : or les faisceaux du desmogène, d'où proviendront les faisceaux vasculaires primaires, n'occupent pas toute la largeur de l'anneau de mésistème; outre les rayons, il reste encore une bande en dehors et en dedans de chaque faisceau. Pour la bande

(1) Voir plus haut, p. 40.
(2) Hanstein, *Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen* (*Botanische Abhandlungen*, I, 1870).
(3) Russow, *loc. cit.*

externe, M. Van Tieghem a créé le nom de péricycle ; la bande interne reste à nommer ; de plus le développement et la structure de cette région de la tige méritent d'être étudiés. C'est l'objet de ce travail.

La difficulté d'établir, pour chaque région de la tige différenciée, un nom qui concorde avec l'origine de cette région, a conduit M. Van Tieghem à fixer pour chacune d'elles des limites précises, établies après l'apparition de la structure primaire. Ainsi la limite interne de l'écorce est l'endoderme, celle du péricyle est le premier élément libérien externe ; la moelle est limitée extérieurement par les premiers vaisseaux ligneux. Dans ce système, les mots perdent quelquefois leur sens primitif peu précis pour en acquérir un nouveau, d'une précision mathématique. C'est ainsi que l'écorce, dans la structure polystélique, s'étend depuis l'épiderme jusqu'au centre de la tige.

Or nous avons vu que, dans tous les exemples décrits plus haut, les segments latéraux des initiales inférieures forment une bande ou un anneau de méristème (*méristème vasculaire*), acquérant de bonne heure des caractères propres qui le distinguent du parenchyme central et que le premier vaisseau apparaît toujours à une certaine profondeur dans cette zone. Il en résulte donc que la moelle, définie comme il vient d'être dit, comprend deux régions : l'une, externe, provenant des segments latéraux des initiales ; l'autre, interne, donnée par les segments basilaires de l'initiale inférieure.

La région externe de la moelle a reçu différents noms : étui médullaire, cellules périmédullaires, etc. ; quelques auteurs vont jusqu'à y comprendre les faisceaux primaires, et rien n'est moins défini que ses limites, surtout du côté interne. Nous avons pu cependant constater, par l'étude du développement, qu'elle existe toujours, avec des caractères bien reconnaissables, au moins en coupe longitudinale, et que ses limites internes sont au moins aussi précises que celles de la région péricyclique dans le cas où l'endoderme n'est pas différencié.

On pourrait se proposer de lui donner un nom en rapport avec son origine ; mais il est difficile de trouver une dénomination convenable et exacte dans tous les cas, à cause des modifications que la polystélie apporte dans la constitution de la tige (1). D'ailleurs, si l'on veut imposer une dénomination nouvelle pour la région qui nous occupe, il faudra en même temps en créer un certain nombre d'autres, corrélatives à la première, et nous n'avons déjà que trop de noms pour cette partie.

Dans la terminologie la plus usitée actuellement, on considère que les tissus enveloppés par l'endoderme de la tige se composent des faisceaux et du conjonctif : ce dernier tissu comprend, d'après l'acception générale : le péricycle, les rayons et la moelle.

Il suffirait, pour conformer les dénominations à la réalité des faits et en même temps pour créer le moins possible d'expressions nouvelles, de donner le nom de *conjonctif* à tout ce qui, dans le cylindre central, ne fait pas partie du faisceau, *en distinguant deux régions, différentes d'origine*, savoir : le *conjonctif externe*, issu comme les faisceaux des segments latéraux des initiales, et le *conjonctif central* provenant des segments basilaires des initiales inférieures.

Lorsque la structure primaire est établie par l'apparition des faisceaux, la région provenant de la différenciation primaire du méristème vasculaire comprend : 1° les faisceaux primaires, 2° le conjonctif externe dans lequel on distingue trois régions : le péricycle, les rayons et la *zone périmédullaire*.

Le conjonctif central est toujours distinct de la zone périmédullaire, tant par son origine que par la forme de ses éléments, dont la différenciation est précoce.

(1) Dans une note présentée à l'Académie des sciences, le 15 février 1893, j'ai proposé pour cette région le nom de péricycle interne, à cause de la ressemblance qu'elle offre, dans son développement, avec le péricycle de la tige. Mais cette expression ayant déjà été employée dans un autre sens par M. Van Tieghem, dans certains cas de polystélie, je n'ai pas cru devoir la conserver. Celle d'endocyle, à laquelle j'avais songé, ne conviendrait pas davantage pour des raisons analogues.

De cette manière on précise, en les rapportant à l'origine des régions, des termes qui, comme celui de zone périmédullaire, étaient fort vagues et prêtaient à l'équivoque, et l'on réunit, sous le nom commun de conjonctif externe, des parties qui, décrites isolément par certains auteurs, appartiennent à un tout primitivement homogène. Si donc, pour fixer des limites d'une précision indiscutable, on admet que la moelle s'étend du centre aux premiers vaisseaux ligneux, on devra convenir que, dans cette région, se rencontrent deux parties d'origine différente. J'avoue qu'il me semblerait préférable de conserver le nom de moelle pour le conjonctif central seul, car si la limite externe de la moelle est d'une précision absolue en face des faisceaux, il n'en est plus de même dans les rayons. Au contraire, les limites entre le conjonctif externe et le conjonctif central, déjà fort nettes au début, ne font, dans la plupart des plantes, que devenir plus précises encore par suite de la différenciation secondaire, et il est toujours facile de les retrouver sur une coupe longitudinale, ainsi que j'espère le montrer dans la suite de ce travail.

J'ajouterai une considération qui a bien son importance : dans la structure schizostélique, chaque méristèle emporte avec elle son conjonctif, que M. Van Tieghem nomme le *péridesme*. Or le péridesme n'est autre chose que la représentation dans chaque méristèle des différentes régions du conjonctif *externe*.

Pour fixer les idées, j'ai résumé en un tableau les principales dénominations énumérées ci-dessus :

Plérome (Hanstein).	Mésistème (Russow) ou Méristème vasculaire.	Desmogène (Russow)	*Faisceaux libéro-ligneux.*		
		Conjonctif externe (Flot).	*Péricycle.*		Conjonctif (Van Tieghem).
			Rayons.		
			Zone périmédullaire.	Moelle (V. Tieghem).	
	Endistème (Russow.)	Conjonctif central (Flot).	*Parenchyme central.*		

CHAPITRE II

DIFFÉRENCIATION DE LA ZONE PÉRIMÉDULLAIRE.

Monocotylédones.

[illegible]'on s'en tient aux cas généraux, on peut dire que le [illegible] structure de la tige des Monocotylédones est le même [illegible] les Dicotylédones, principalement dans la période [illegible] et [illegible] pposer l'un à l'autre comme [illegible] ait plutôt lieu de les rap- [illegible] constater les anomalies. [illegible] s sont voisines du sommet de [illegible] évidente. C'est à tel point que [illegible] (1) n'a pas [illegible] evoir consacrer un chapi- [illegible] spécial [illegible] dones, dans son exposé de la [illegible] le nombre des initiales, qui est [illegible] le trois dans ces plantes, on n'observe que des [illegible] nces d'ordre secondaire, quand on compare le point [illegible] tatif d'une Graminée à celui d'un Chêne, par exemple (voir pl. III, fig. 7, et pl. IV, fig. 3). L'initiale inférieure produit des segments latéraux, qui donneront les faisceaux et le parenchyme interposé, et des segments basilaires, d'où proviendra le parenchyme central. Il importe cependant de spécifier les particularités qui donnent un caractère propre à la structure des Monocotylédones, mais qu'on peut retrouver, à un degré plus ou moins affaibli, dans certaines Dicotylédones.

Lorsque la tige prend un accroissement considérable dans le sens du rayon, les cellules qui séparent les faisceaux internes deviennent souvent semblables à celles du parenchyme central ; mais ce serait une erreur de réunir, sous le nom unique de parenchyme fondamental, tout le tissu qui enveloppe les faisceaux en y adjoignant la moelle proprement dite. A la vérité, tout cet ensemble de parenchyme

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*.

provient de la même initiale, mais les cellules qui ont pour origine les segments latéraux doivent être distinguées de celles que fournissent les segments basilaires : en effet, à l'origine, ces deux sortes de cellules ne sont pas semblables et leur mode de cloisonnement n'est pas le même. Il suffit, pour s'en convaincre, d'examiner le point végétatif de la Houque (fig. 3, pl. IV), ou les figures données par Douliot dans le travail cité plus haut, et que leur concordance avec les miennes m'a dispensé de reproduire. La différence entre les cellules du parenchyme central et celles qui les entourent est généralement de courte durée, mais il ne s'ensuit pas qu'on doive les confondre parce que plus tard cette différence n'existe plus. On doit donc dire, pour être exact, que dans les Monocotylédones, il existe, en général, un parenchyme central, intérieur au cercle le plus interne des faisceaux, et un parenchyme interfasciculaire, qui, à un certain moment, a été distinct du premier.

D'ailleurs, dans beaucoup de tiges qui n'ont qu'un rang de faisceaux (Liliacées), le parenchyme des rayons se différencie, comme dans les Dicotylédones, en deux zones distinctes : le péricycle et la zone périmédullaire.

Dans les autres, en général, le méristème vasculaire conservant son activité, produit plusieurs cercles de faisceaux séparés par du tissu conjonctif.

On peut remarquer aussi que l'apparition des premiers vaisseaux a lieu à une certaine profondeur dans l'anneau de méristème vasculaire, ainsi que le montre la figure 13, pl. VI, c'est-à-dire exactement comme dans les Dicotylédones.

DICOTYLÉDONES.

APÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Urticacées.

La zone périmédullaire forme des massifs d'éléments ligneux allongés à la pointe des faisceaux primaires, et

s'étend sur une épaisseur de deux ou trois rangées au bord interne des rayons primaires (Orme, Figuier). Dans le Micocoulier (*Celtis australis*), elle comprend, outre les massifs de parenchyme lignifié de la pointe des faisceaux, une ou deux assises plus internes, qui se distinguent du parenchyme central par l'épaisseur de leurs membranes (fig. 3, pl. V). Le Mûrier à papier (*Broussonetia papyrifera*) possède une zone périmédullaire continue, formée de cinq à dix assises parfois écrasées, à membranes minces. C'est dans cette région que sont dispersés les tubes laticifères.

Salicinées.

La zone périmédullaire est formée, en face des rayons, par quelques assises d'éléments allongés, qui ne peuvent être distingués que sur une coupe longitudinale. A la pointe des faisceaux, son développement est beaucoup plus considérable : la zone se compose alors d'un massif de parenchyme allongé qui se lignifie. A sa région interne, il se développe (*Populus nigra*) un faisceau de sclérenchyme semblable de tous points à ceux qui composent le péricycle. Dans l'Osier, la pointe parenchymateuse reste cellulosique, sa rangée interne se transforme en fibres à petite section.

Polygonées.

Beaucoup de plantes de cette famille ont une structure normale : dans le *Polygonum petiolatum*, le *P. Hydropiper*, le *P. orientale*, la zone périmédullaire forme une gaine lignifiée continue autour des faisceaux ligneux (fig. 11, pl. IV). Dans les rayons, la gaine se prolonge en une bande ligneuse analogue à celle que forme le péricycle. Lorsqu'une assise génératrice s'établit dans les rayons, le péricycle et la zone périmédullaire peuvent être distingués, en coupe transversale. Il n'en est plus de même quand le conjonctif externe reste homogène dans les rayons. Dans ce cas, toutes les cellules qui le composent passent directement à l'état de tissu lignifié, et l'on ne saurait y distinguer de régions particulières.

Il en est de même dans les *Rumex* à structure normale.

Rumex crispus. — Le parenchyme périmédullaire est très abondant et sa lignification s'opère de bonne heure. Il forme, à la pointe des faisceaux, des massifs de cellules allongées, et s'étend, entre les faisceaux, sur une épaisseur variable, qui n'est jamais inférieure à cinq ou six rangées de cellules. Dans les massifs périmédullaires internes ainsi formés, certaines cellules situées près de la pointe ou sur le côté sont le siège de cloisonnements très actifs, d'où naîtra un îlot libérien. Les cellules qui se cloisonnent ainsi ne sont pas les plus internes, et le phénomène ne se produit pas dans tous les faisceaux. Il en résulte, au début, un îlot de cellules à parois minces, séparé des faisceaux ligneux primaires par une épaisseur de 5 à 10 cellules, et de la moelle proprement dite par une ou plusieurs cellules lignifiées. La différenciation progressant, il se produit des cloisons continues dans les éléments externes de cet îlot criblé, de sorte qu'il se transforme en un faisceau concentrique : mais le développement peut se produire inégalement sur les différentes faces. Il est plus actif en dedans et en dehors. En dedans, c'est-à-dire du côté du centre de la tige, il se produit quelques assises analogues à celles qui existent tout autour du faisceau ; en dehors, vers le faisceau ligneux primaire, les éléments sont souvent plus larges et il peut se produire de véritables vaisseaux, mais le fait n'est pas général, de sorte que dans une même coupe, on trouvera tantôt des faisceaux libéroligneux normaux, avec parenchyme périmédullaire très développé ; tantôt des îlots de cellules minces enclavées dans du tissu périmédullaire, avec un méristème circulaire ; tantôt encore des faisceaux internes, complets, orientés bois en dehors, liber en dedans.

Les coupes longitudinales sont d'un précieux secours pour reconnaître la véritable origine de ces faisceaux. Le parenchyme périmédullaire, très développé sur tout le pourtour du cercle libéroligneux, est toujours facile à distinguer par la longueur des éléments qui le constituent. On constate que les

faisceaux surnuméraires naissent à l'intérieur de cette région. Les tubes criblés sont très étroits, mélangés à du parenchyme long. L'emploi des réactifs colorants ne permet, d'ailleurs, aucun doute sur cette origine périmédullaire des faisceaux internes.

Chénopodiacées.

Amarantus caudatus. — La région comprise entre l'écorce et le parenchyme central se différencie, dès l'origine, en un manchon de méristème allongé, dans la région interne duquel naissent les faisceaux : on peut donner à l'ensemble de ces cellules le nom de *méristème vasculaire*. Les cellules qui avoisinent les faisceaux leur forment une gaine externe et une gaine interne plus ou moins développées, assimilables à celles qui accompagnent les faisceaux libéroligneux des Monocotylédones. Ces gaines, dues à la différenciation du conjonctif externe qui avoisine les faisceaux, ne peuvent être considérées comme péricycliques, puisqu'il existe un péricycle général, extérieur à toute la formation vasculaire, et formé par la différenciation des assises externes du méristème vasculaire.

Le parenchyme central est limité extérieurement par les gaines internes du premier cercle de faisceaux. Dans les rayons, les cellules internes du méristème vasculaire prennent rapidement de grandes dimensions, si bien que dans une tige assez grosse, il devient impossible de les distinguer du parenchyme central. Mais dans une plante jeune, la distinction est facile (voir pl. VI, fig. 12) : les cellules qui séparent les faisceaux sont beaucoup plus petites que celles de la moelle proprement dite, et relativement plus allongées. Néanmoins, elles sont elles-mêmes un peu plus grandes que celles qui composent les gaines fasciculaires.

Amarantus Blitum. — La distinction entre les cellules du parenchyme central et celles qui séparent les faisceaux se fait plus facilement dans cette espèce, à cause des grandes dimensions relatives que possèdent toujours les cellules de

la moelle. Pour le reste, la structure est la même que dans le cas précédent.

Achyranthes Verschaffeltii. — La zone périmédullaire forme une ceinture de parenchyme autour des faisceaux ligneux. Cette ceinture se joint, dans les rayons, aux cellules issues des cloisonnements du péricycle, de sorte que le rayon tout entier est composé tantôt du péricycle bordant la zone périmédullaire, tantôt de trois régions : le péricycle, en dedans, une ou plusieurs assises de cellules, et la zone périmédullaire. En coupe longitudinale, tous les éléments qui composent le rayon sont beaucoup plus allongés que ceux du parenchyme central.

Atriplex patula. — Le tissu périmédullaire forme de longues pointes aux faisceaux du cercle interne : dans les rayons primaires, le parenchyme périmédullaire, pour suivre l'accroissement radial de la tige, multiplie ses cellules, dont les dimensions vont en augmentant de la périphérie vers le centre. Entre les extrémités internes des pointes fasciculaires, les cellules acquièrent à peu près les dimensions transversales de celles de la moelle proprement dite. Les plus voisines de l'anneau libéroligneux ont des membranes épaissies et lignifiées, avec des dimensions transversales plus grandes que celles des éléments qui composent le parenchyme ligneux des faisceaux secondaires.

Basellées. — La disposition générale des faisceaux est à peu près la même dans le *Basella rubra* et le *Boussingaultia baselloides*. La zone périmédullaire ne peut être distinguée qu'à la pointe des faisceaux. Toutes les cellules interfasciculaires, et même celles de la zone interne du péricycle prennent rapidement de grandes dimensions. Cependant elles conservent plus longtemps leur physionomie propre dans la première de ces plantes, et si l'on examine attentivement la structure du péricycle de la seconde, on trouvera que cette tribu présente des affinités de structure très remarquables avec les Cucurbitacées et les Papavéracées.

Phytolaccacées.

Phytolacca dioica. — La zone périmédullaire, qui englobe les vaisseaux primaires du cercle externe, est formée d'une épaisse bande de cellules à parois minces, dues à la prolifération des éléments internes du méristème vasculaire. Elles se distinguent nettement du bois secondaire par leurs membranes minces, cellulosiques, et du parenchyme central par leur longueur relative. Les cellules de la moelle proprement dite sont, en effet, remarquables par leur aplatissement.

Lorsqu'un faisceau devient médullaire, le conjonctif externe qui l'entoure lui forme une gaine continue, épaisse de plusieurs assises, dont les cellules sont étirées dans le sens tangentiel.

APÉTALES INFÉROVARIÉES.

Cupulifères.

Au moins dans la première année, les pointes périmédullaires demeurent cellulosiques, l'assise interne seule se lignifie; plus tard, la moelle proprement dite se lignifiant, la zone périmédullaire se transforme peu à peu en tissu ligneux, au bout d'un temps variable suivant les espèces. La figure 5, pl. VI, représente la coupe longitudinale d'un jeune faisceau de *Quercus pedunculata*, dans laquelle on peut compter trois assises périmédullaires (*pm*).

Juglandées.

Les vaisseaux primaires du Noyer sont entourés d'un massif de parenchyme dont les membranes demeurent minces, au moins pendant la première année. La zone périmédullaire comprend, outre ces massifs cellulosiques, deux ou trois assises de cellules lignifiées, qui les bordent intérieurement. Dans les rayons, son épaisseur est un peu plus grande (fig. 2, pl. V).

L'étude du développement prouve que ces éléments ligni-

fiés doivent être rattachés au système vasculaire. Le parenchyme central est remarquable par son mode particulier de destruction, qui le partage en diaphragmes peu épais et régulièrement espacés.

Aristolochiées.

Aristolochia Sipho; A. Clematitis. — Le parenchyme des rayons, d'abord distinct de la moelle et de l'écorce, finit par leur ressembler presque entièrement. Seules les parties de la région périmédullaire voisines des faisceaux conservent leur caractère : elles forment des massifs très développés, s'étendant sur les flancs du faisceau ligneux, et on y observe souvent des cloisonnements tangentiels au début de la structure secondaire.

Bégoniacées.

La zone périmédullaire est intéressante à observer dans le *Begonia Hermes*. Dans une tige adulte, les faisceaux ligneux sont bordés d'une bande ligneuse interne, qui s'étend sur les flancs du faisceau.

La manière dont les faisceaux naissent au sein d'une bande continue de parenchyme allongé rappelle la structure des Chénopodiacées (*Achyranthes*). Il en est de même de la zone périmédullaire, notamment dans les rayons où, par suite du grand développement de l'assise génératrice, son épaisseur devient assez considérable. Dans le *B. ascotiensis*, l'activité des cloisonnements est très grande dans les différentes régions de la bande interfasciculaire.

La coloration au moyen du carmin et du vert d'iode permet de distinguer les différentes régions, qui sont lignifiées à des degrés différents. Dans une tige adulte de *B. Hermes*, la zone périmédullaire devient, par ce moyen, particulièrement visible.

DIALYPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Renonculacées.

La tige des Renonculacées s'accroît, en général, au moyen de trois initiales; l'initiale inférieure donne des segments latéraux desquels naît le méristème vasculaire, et des segments inférieurs qui donnent le parenchyme central. Les cellules du méristème vasculaire sont plus allongées que celles de l'écorce ou du parenchyme central. Dans certaines espèces (Renoncules, Anémones) elles cessent bientôt de s'accroître en longueur, mais non en largeur et deviennent alors semblables à celles de la région corticale et de la région centrale. Dans le rhizome de l'Anémone Sylvie, le passage de la première forme à la seconde s'opère à la hauteur du premier départ foliaire. Il en résulte que, dans toute la région de la tige située après le cône végétatif, les faisceaux semblent isolés au milieu d'un parenchyme homogène. Mais toutes les parties du tissu conjonctif n'ont pas la même valeur : les cellules du parenchyme central procèdent *directement* du méristème primitif; les cellules des rayons en procèdent indirectement. Dans les rayons, la limite entre les diverses régions ne peut être fixée avec précision au-dessous du premier nœud, les cellules étant toutes semblables et l'endoderme n'étant souvent pas différencié.

Dans les Pivoines, la bande vasculaire est continue, et la zone périmédullaire se différencie en un parenchyme semblable au parenchyme central; dans les points de fort accroissement transversal, on voit souvent ses cellules se disposer en files radiales.

Dans toutes les Renonculacées où la lignification des tissus prend quelque importance, la zone périmédullaire se différencie, à la manière du péricycle, en deux régions : l'une, directement accolée à la pointe ligneuse du faisceau, forme une gaine scléreuse continue; l'autre, bordant extérieurement la moelle, se lignifie très fortement et renferme tou-

jours de grandes quantités d'amidon. L'origine exacte de cette zone peut être facilement déterminée dans les Clématites, par exemple : on voit très distinctement, dans une jeune pousse, la bande vasculaire onduleuse dans laquelle apparaissent d'abord les faisceaux foliaires, puis les faisceaux caulinaires : la dimension radiale des faisceaux étant moindre que l'épaisseur de la bande, ce qui reste du côté de la moelle forme la zone périmédullaire.

Certains *Delphinium* (*D. montanum*) ont un mode de croissance qui permet d'observer la transformation des éléments parenchymateux de la région vasculaire en tissu conjonctif. Les gaines internes des faisceaux sont faciles à distinguer, mais peu lignifiées cependant; le diamètre des cellules qui composent les rayons augmente d'autant plus que la cellule est plus éloignée du faisceau. Il en est de même des éléments du péricycle, qui forment d'épais massifs peu lignifiés. Cette épaisseur de la région péricyclique est due à des cloisonnements en direction centripète et en direction radiale : les premiers ont pour point de départ une assise adossée à la région libérienne, qui donne, vers l'extérieur, des segments disposés primitivement en files radiales.

Lorsque le diamètre de la tige augmente, les rayons s'élargissent aux dépens des cellules conjonctives : la zone périmédullaire se transforme en larges cellules et produit de nouveaux éléments au moyen de cloisons parallèles à la périphérie du faisceau ; l'accroissement maximum se produit dans le péricycle, dont les cellules latérales se transforment en parenchyme conjonctif : la production des cellules est assurée par les cloisonnements centripètes et radiaux.

Ménispermées. — Berbéridées.

La pointe ligneuse d'un faisceau très jeune de *Menispernum canadense* est séparée du parenchyme central par plusieurs assises de cellules, qui forment la zone périmédullaire. Ces cellules se retrouvent dans les rayons primaires. Dans une tige adulte, elles forment environ cinq

assises de parenchyme scléreux, à éléments très allongés.

On retrouve à peu près la même structure dans la région périmédullaire des Berbéridées, mais les pointes scléreuses sont plus développées. La fig. 3, pl. VI, représente la zone périmédullaire dans un jeune faisceau de *Berberis*.

L'*Akebia quinata*, dont le type de structure est le même, présente une lignification beaucoup plus considérable dans la région périmédullaire.

Malvacées.

Lavatera thuringiaca. — Un faisceau ligneux bien développé contient de douze à quinze files de vaisseaux, plongées dans un parenchyme homogène à petites cellules et à parois minces. La limite interne de la zone périmédullaire, épaisse de quatre à cinq assises, se distingue fort nettement, en coupe transversale, par le changement de diamètre des cellules; on voit, en effet, jusqu'à trois cellules de la zone périmédullaire adossées à une seule cellule du parenchyme central. En coupe longitudinale, la délimitation est encore plus facile à faire à cause de l'allongement considérable des éléments périmédullaires.

Abutilon molle. — Les pointes primaires, très étendues en direction tangentielle, sont bordées intérieurement d'un parenchyme à membranes minces, disposé sur plusieurs rangées. L'assise la plus interne de ce tissu forme une sorte de gaine, par suite de la disposition régulière des cellules qui la composent : c'est la limite interne de la zone périmédullaire. Cette zone parenchymateuse existe en dedans des rayons primaires et son activité propre se manifeste, en certains endroits, par l'apparition d'une file de cloisons qui dédouble d'un seul coup toute une assise de cellules.

Dans certains faisceaux, on observe, en face des pointes primaires, des cellules à parois épaisses, lignifiées, qu'il ne faut pas confondre avec les vaisseaux ligneux. Ces formations ne se rencontrent que dans les faisceaux dont le développement est avancé : elles sont dues à la sclérose de cer-

tains éléments de la zone périmédullaire (fig. 9, pl. V). Quelquefois, elles sont unies en un arc scléreux adossé extérieurement à l'assise de cellules signalée plus haut ; ailleurs, elles sont isolées. Elles sont toujours séparées des vaisseaux ligneux primaires par quelques assises de parenchyme mince.

Hypéricinées.

Hypericum Androsæmum. — Le bois secondaire forme, dans cette espèce, un épais anneau ; le parenchyme des rayons est entièrement lignifié; les pointes ligneuses primaires sont plongées dans du parenchyme dont les parois demeurent minces, tandis que le parenchyme central se lignifie.

Euphorbiacées.

Euphorbia Lathyris. — Les premiers vaisseaux laissent entre eux et la moelle quelques assises de parenchyme provenant du méristème allongé (voir plus haut, p. 55). Dans la suite, ce parenchyme, pour suivre l'accroissement de la tige, multiplie ses cellules soit par des cloisonnements isolés, soit par une suite de cloisons qui partage en deux assises toute la couche de cellules contiguë aux vaisseaux du bois (*mér*, fig. 5, pl. V). Il se produit ainsi un massif en forme de V, qui entoure la région ligneuse des faisceaux : c'est la zone périmédullaire, distincte du parenchyme central par la section transversale plus petite de ses cellules, par leur dimension longitudinale plus grande. La zone s'étend au bord interne des rayons en une bande continue dont les éléments sont en discordance avec ceux que produit l'assise génératrice interfasciculaire.

Euphorbia silvatica. — Dans une coupe transversale d'une certaine épaisseur, on voit les cellules périmédullaires se détacher en clair autour des faisceaux et à la limite interne du bois secondaire : elles sont sur plusieurs rangs et demeurent cellulosiques. Lorsqu'un faisceau sort du cercle pour se rendre dans une feuille, la zone périmédullaire produit plusieurs séries radiales de cellules.

Mercurialis annua. — La zone périmédullaire est surtout remarquable en face du bois secondaire interfasciculaire : elle y forme deux ou trois assises de cellules beaucoup plus larges que les éléments ligneux et moins larges que les cellules du parenchyme central (fig. 14, pl. V). En coupe longitudinale, la distinction est accentuée par la plus grande longueur des éléments périmédullaires.

Crucifères.

La zone périmédullaire forme, en général, des masses de cellules allongées à parois minces, englobant toute la région des vaisseaux primaires et s'étendant à la partie interne des rayons (*Arabis*, fig. 8, pl. V). Quelquefois elle prend un grand développement, comme dans la Moutarde noire (*Sinapis nigra*). Dans le *Sisymbrium elatum*, la production périmédullaire est très abondante sur tout le pourtour de la moelle; on peut y compter de cinq à dix assises en direction radiale. La fig. 9, pl. IV, montre, en coupe transversale, la disposition ordinaire de ce parenchyme dans le *Sinapis nigra ;* la même région est figurée en coupe longitudinale (fig. 11, pl. VI).

Papavéracées.

Glaucium luteum. — Dans beaucoup de Papavéracées et de Fumariacées, le parenchyme qui accompagne les faisceaux prend un développement considérable. Tantôt il s'y développe de nouveaux cercles de faisceaux, comme dans les Monocotylédones, tantôt il ne s'y fait que des productions parenchymateuses particulières, comme c'est le cas pour la plante que nous étudions en ce moment. L'étude du sommet de la plante nous apprend que tout le tissu, depuis l'endoderme jusques et y compris la zone périmédullaire, provient de cellules primitivement toutes semblables, issues des cloisonnements latéraux des initiales inférieures. Les faisceaux, dont la dimension radiale est moindre que la largeur de la bande de méristème où ils se forment,

laissent en dehors et en dedans une certaine épaisseur de parenchyme. La région externe (péricycle) prend un développement très grand au moyen de cloisonnements particuliers, dirigés obliquement par rapport au plan de symétrie du faisceau, avec des points de plus fort accroissement. La portion de ce péricycle, qui s'étend depuis la région libérienne du faisceau jusqu'à l'endoderme, se lignifie : celle qui est en face des rayons reste cellulosique. La zone périmédullaire est formée par un massif de parenchyme, s'étendant en forme de coin vers le centre de la tige, et composé de cellules longues, à section transversale étroite. Les plus grandes se trouvent à la pointe du faisceau ligneux. Sur une coupe transversale, il est impossible de distinguer la limite entre la zone périmédullaire et le parenchyme central; pour l'apercevoir, il faut faire des coupes longitudinales; les deux régions apparaissent alors avec des caractères bien tranchés, qui ne permettent aucun doute : les cellules de la moelle proprement dite étant environ deux fois plus longues et plus larges que celles du parenchyme périmédullaire et interfasciculaire.

Une particularité intéressante est fournie par les faisceaux internes, dont la croissance est asymétrique. Le péricycle y forme un îlot lignifié, réduit, autour duquel le liber s'étale en éventail; du côté externe, le liber ne se développe pas; le bois du faisceau a son maximum de développement correspondant à celui du liber. La zone périmédullaire s'étend sur tout le pourtour du bois comme dans les faisceaux normaux. Aux points où elle touche l'assise génératrice libéro-ligneuse, elle se cloisonne activement et forme une bande de cellules dont les dimensions radiales (par rapport au faisceau) sont beaucoup plus réduites que les dimensions tangentielles. Ces cellules sont régulièrement rangées en assises concentriques et en files radiales, et s'étendent jusque sur la face externe du faisceau, où elles sont directement accolées au péricycle.

Simarubacées.

Ailantus glandulosa. — L'étude de la tige jeune montre que les premiers vaisseaux ligneux sont accompagnés, vers l'intérieur de la tige, d'un certain nombre de cellules allongées qui ont avec les faisceaux et les rayons une origine commune : elles forment la zone périmédullaire (fig. 1, pl. V). Plus tard, le nombre s'en étant accru, les cellules se lignifient, épaississent fortement leurs parois, et forment une couche importante d'éléments ligneux allongés qui englobent les pointes primaires et s'étendent sur tout le pourtour interne du bois secondaire. La coupe longitudinale (fig. 1, pl. VI) montre la limite exacte de cette région et de la moelle proprement dite dont les cellules sont très minces et de forme différente. Dans la figure 1, pl. V, on peut voir en coupe transversale, les premiers cloisonnements de la zone périmédullaire au voisinage d'un faisceau ligneux.

Sapindacées.

Dans le Marronnier d'Inde, comme d'ailleurs dans beaucoup d'arbres, la zone périmédullaire, distincte dès l'apparition des faisceaux sous la forme d'une assise qui les borde du côté de la moelle, multiplie ses cellules et les lignifie dans la suite (fig. 9, pl. VI). Je ne rappellerais pas cet exemple, qui n'a rien de particulier, s'il ne m'avait déjà fourni l'occasion de montrer que la zone périmédullaire doit être rattachée à la formation libéroligneuse (voir plus haut p. 50).

Papilionacées.

Je n'ai rencontré, dans certaines espèces de cette famille, qu'une zone périmédullaire peu développée (*Robinia*). Dans d'autres, elle se rapporte au type ordinaire (*Medicago*, *Lathyrus*, etc.). Dans le *Spartium*, les longs rameaux aciculaires présentent, à la périphérie de la moelle, une assise sclérifiée qui est la limite interne de la zone périmédullaire.

Rosacées.

Les arbres ou arbrisseaux de cette famille ont une zone périmédullaire dont la région externe forme aux faisceaux une enveloppe de parenchyme mince, tandis que les cellules internes se lignifient (*Rosa polyantha*, *Cratægus*, *Prunus*, *Pirus*, etc.).

Célastracées.

La différenciation des tissus primaires a été étudiée plus haut, p. 47, pour l'*Evonymus japonicus*. Nous avons vu que les cellules qui composent l'anneau libéroligneux sont primitivement toutes semblables. L'étude des tissus secondaires montre que tous les éléments de l'anneau, autres que ceux qui constituent les faisceaux, se différencient en un parenchyme ligneux, à cellules allongées, fort différent du parenchyme central, même dans les rayons primaires. Sur la coupe figurée (fig. 10, pl. VI), les cellules *mv* montrent l'homogénéité du conjonctif externe au moment de la différenciation primaire et l'invraisemblance qu'il y aurait à rattacher au tissu conjonctif central une région possédant des caractères aussi tranchés.

DIALYPÉTALES INFÉROVARIÉES.

Œnothéracées.

Œnothera biennis. — Les faisceaux criblés internes sont distribués sans ordre sur tout le pourtour interne du cercle ligneux ; on les trouve souvent séparés du bois par des cellules aussi grandes que celles du parenchyme central. L'étude du développement montre que ces cellules n'ont pas la même origine que celles du parenchyme central; les deux libers naissent de très bonne heure, à peu près en même temps, dans la région vasculaire : on n'y remarque qu'une différence, c'est que les faisceaux internes forment immédiatement un réseau irrégulier (en coupe tangentielle) à cause de l'accrois-

sement rapide des cellules parenchymateuses périmédullaires. On peut observer certains faisceaux internes dans lesquels les vaisseaux criblés ne sont séparés du bois que par une épaisseur de cellules et il est souvent possible de voir, dans un faisceau jeune, la cloison qui a séparé les deux tissus, laissant, du côté du bois, une cellule de parenchyme (fig. 7, pl. V).

L'examen d'une coupe longitudinale suffit pour fixer exactement les limites du parenchyme central et de la région périmédullaire : les éléments qui composent cette dernière région sont relativement plus allongés que ceux de la moelle proprement dite (fig. 8, pl. VI).

Myrtacées.

Eucalyptus globulus. — Les vaisseaux primaires sont bordés de cellules de parenchyme allongé, qui forment la région périmédullaire et ont une origine commune avec tout le reste de la région vasculaire. Dans une assise moyenne de ces cellules un méristème secondaire découpe de nouvelles assises qui se différencient en parenchyme, cellules sécrétrices et tubes criblés : le cloisonnement est centrifuge. Les assises les plus internes de la zone périmédullaire, repoussées vers l'intérieur, se lignifient et forment des paquets de fibres qui s'étendent en bande continue en face de chaque faisceau et forment ainsi une sorte de quadrilatère. Ce sclérenchyme interne a sensiblement la même structure que celui qui borde extérieurement le liber externe : cependant, sur la section transversale, les éléments qui le composent ont un diamètre plus large et un lumen plus grand.

Myrtus communis. — Le parenchyme périmédullaire forme d'abord une bande continue de cellules en dedans des faisceaux primaires. Plus tard, sur quatre points correspondant aux faisceaux foliaires, il se développe un méristème qui forme, vers l'intérieur, des tubes criblés et du parenchyme. L'accroissement est plus considérable vers le milieu de ces faisceaux internes, de sorte qu'à la fin de la période végéta-

tive, ils forment un arc de cercle dont la convexité regarde le centre de la tige. La portion la plus interne de ces faisceaux se compose d'éléments allongés, non lignifiés, semblables à ceux qui composent le péricycle.

Ombellifères.

Le méristème vasculaire forme, dans cette famille, une bande festonnée dans laquelle les faisceaux sont séparés par des rayons de parenchyme homogène, à éléments allongés, d'origine primaire. Chaque faisceau est entouré d'une gaine quelquefois très épaisse, formée en partie par le parenchyme périmédullaire. Ces pointes internes sont souvent fort allongées (Angélique, *Eryngium*, etc.). Pour suivre l'accroissement souvent très considérable qui se produit suivant l'axe des faisceaux, la zone périmédullaire multiplie le nombre de ses cellules en face des rayons par des cloisonnements isolés; le parenchyme central prend aussi une certaine part à cet accroissement. Ensuite l'assise génératrice de chaque faisceau produit une certaine épaisseur d'éléments ligneux, sans vaisseaux, qui forment le bois secondaire du faisceau. Un développement analogue se produit alors dans les rayons, mais, le plus souvent, sans qu'on ait à constater l'apparition d'une assise génératrice spéciale; et la lignification s'opérant partout en même temps, il en résulte une bande sinueuse formée d'éléments ligneux allongés dont l'origine est différente suivant qu'ils appartiennent à un faisceau ou à un rayon : dans les faisceaux, leur origine est toute secondaire, car ils proviennent de l'assise génératrice libéroligneuse; dans les rayons, ils sont dus à la lignification de la zone moyenne et de la zone périmédullaire, quelquefois de cette dernière seulement. On peut vérifier ce fait en observant que cette bande ligneuse passe en dedans des faisceaux foliaires latéraux, qui naissent dans la zone externe du méristème vasculaire.

Il en est ainsi dans le Panais (*Pastinaca sativa*), le Persil (*Petroselinum sativum*), le Boucage (*Pimpinella magna*, etc.).

Dans d'autres espèces, la région périmédullaire conserve ses membranes minces, cellulosiques (*Angelica*, *Bupleurum*).

Lorsque la croissance est très active, comme dans le Fenouil (*Fœniculum officinale*) tous les faisceaux se placent sur une même circonférence et ne sont séparés que par d'étroits rayons. La zone périmédullaire forme alors des gaines scléreuses à la pointe des faisceaux primaires et borde de cellules épaissies le pourtour interne des rayons.

Araliacées.

Dans l'*Aralia spinosa*, de même que dans le Lierre (*Hedera Helix*), les cellules périmédullaires forment deux régions : l'une qui entoure immédiatement la pointe ligneuse des faisceaux; l'autre, qui borde extérieurement le parenchyme central. Dans l'*Aralia spinosa*, cette région interne prend peu à peu les caractères du parenchyme central; dans le Lierre, elle reste toujours distincte et se lignifie.

GAMOPÉTALES SUPÉROVARIÉES.

Solanées.

Nous avons vu, dans le premier chapitre, que le tissu criblé interne provient de la différenciation des cellules internes du méristème allongé. Il nous reste à étudier les divers modes de différenciation ultérieure que présente ce tissu et les cellules qui le bordent. Le présent travail étant destiné à la description de la zone périmédullaire, il nous a paru impossible de séparer l'étude du tissu criblé de celle des éléments qui l'entourent.

Lycopersicum esculentum. — La tige jeune de la Tomate présente des îlots de cellules recloisonnées situées en face des faisceaux ligneux et séparés de ceux-ci par une ou deux assises de parenchyme mince. Lorsqu'on a débarrassé les cellules de leur contenu, les îlots criblés semblent plongés dans le parenchyme médullaire : cette apparence est une erreur d'observation. En examinant, en effet, une prépa-

ration de tissu frais, dans l'eau, on peut remarquer, à une certaine distance des faisceaux, une ligne de cellules à contenu abondant, qui fait le tour de la tige : c'est la limite interne de la zone périmédullaire, limite qu'il est impossible de reconnaître, en coupe transversale, sur des préparations montées dans le baume de Canada. En coupe longitudinale, les cellules situées entre les vaisseaux ligneux et cette assise à contenu abondant, sont étroites et un peu allongées : c'est au milieu d'elles que se différencie plus tard le tissu criblé interne.

Les tubes criblés internes du *Solanum marginatum* forment des îlots très rapprochés du bois. Dans les endroits de plus fort développement, des files de cloisons tangentielles, dédoublant les cellules de parenchyme situées entre le tissu criblé et les vaisseaux primaires, interposent entre ces deux formations une plus grande quantité de parenchyme, d'origine secondaire. L'assise la plus interne du méristème allongé se transforme en longues cellules de parenchyme et en fibres scléreuses adossées à la face interne des îlots libériens. Elles indiquent la limite interne de la zone périmédullaire et représentent, par leur position au bord interne de l'ensemble de la région vasculaire, l'équivalent des fibres du péricycle. Quelquefois ces éléments, dont la section est polygonale, sont disposés sur plusieurs rangs ; ils se lignifient de bonne heure, même lorsque leurs membranes ne sont pas épaissies (fig. 17, pl. V).

Nicandra physaloides. — La tige du *Nicandra physaloides* présente de nombreux îlots criblés internes disposés de la façon suivante : un groupe important en face de chaque faisceau principal, et en dedans de ces groupes une couronne de petits îlots espacés sur tout le pourtour de la moelle. Chaque îlot est composé de tubes criblés, de parenchyme et de fibres : il en résulte une plus grande agglomération de fibres en dedans de chaque faisceau ligneux. Ce fait est d'autant plus remarquable que les fibres péricycliques sont peu nombreuses. Les petits îlots du cercle intérieur possè-

dent chacun une ou plusieurs fibres. Les cellules situées entre ces îlots, d'une part, et d'autre part, entre ceux-ci et le bois, ont un contour à peu près arrondi et des membranes un peu plus épaisses que celles du parenchyme central, qui sont hexagonales. La limite entre les deux tissus est fixée par les cellules périphériques des îlots criblés intérieurs.

Solanum tuberosum. — La différenciation première du tissu criblé interne est la même que celle du *Datura Stramonium*, qui sera étudiée plus loin. Dans une tige très développée, les îlots libériens internes sont accompagnés de fibres qui représentent la différenciation dernière des cellules internes de la zone périmédullaire.

Datura Stramonium. — Je décrirai avec plus de détails la structure de cette plante parce qu'elle a servi d'exemple à M. Hérail pour prouver que le liber interne est médullaire (1). En relisant le travail relatif à ce sujet, je vis que dans le *Datura Stramonium*, M. Hérail a décrit et figuré un faisceau criblé exactement situé au centre de la tige. Or, toutes les Solanées que j'avais étudiées jusqu'alors y compris ce *Datura* m'avaient présenté une même structure générale, dont la caractéristique est l'apparition de tissu criblé dans la zone périmédullaire; mais jamais je n'avais rencontré de faisceau central. Je repris donc mes observations et pus acquérir la certitude que jamais la tige du *D. Stramonium* ne présente de faisceau criblé central. Je suis loin de méconnaître le soin qui a présidé à la confection du travail que je cite, mais je ne puis m'empêcher de faire remarquer combien il importe de se placer dans des conditions générales, quand on veut aboutir à une conclusion générale. M. Hérail avait étudié une *tigelle* de *Datura* très jeune, et l'on sait que la structure de l'axe hypocotylé est souvent fort différente de celle de la tige, notamment en ce qui concerne le tissu criblé interne. Pour ne citer qu'un

(1) Hérail, *loc. cit.*

exemple, je rappellerai que l'*Eucalyptus globulus*, dont la tige est remarquable par l'importance des formations criblées internes, ne présente aucune anomalie dans sa région tigellaire. Cette remarque était nécessaire pour expliquer les divergences qu'on pourra constater entre les observations qui vont suivre et celles de M. Hérail; elles proviennent uniquement de ce que nous n'avons pas étudié le même membre de la plante.

Nous avons vu, dans le chapitre Iᵉʳ, quelle est la constitution du point végétatif dans cette espèce, ainsi que l'origine des divers tissus. Tout le système vasculaire provient du cloisonnement des segments latéraux que détachent les initiales inférieures du point végétatif. Le tissu criblé interne se différencie au sein des assises cellulaires que le premier vaisseau ligneux laisse entre lui et le parenchyme central. De ces cellules, les unes deviennent du parenchyme, les autres forment le tissu criblé; les premières acquièrent rapidement de grandes dimensions.

Plus bas, vers le milieu de la tige, la différenciation n'a pas progressé de la même manière ; on trouve des îlots libériens plus réduits, séparés des vaisseaux primaires par du tissu conjonctif à cellules allongées provenant de la même région que le tissu criblé. En dedans, les faisceaux criblés internes sont accompagnés de fibres scléreuses.

Dans le deuxième entre-nœud au-dessus des cotylédons, les faisceaux criblés internes sont plus diffluents, avec de rares fibres. Ils sont adossés au conjonctif central, dont les cellules ont un très grand diamètre; deux assises de parenchyme les séparent des vaisseaux primaires.

La coupe représentée (fig. 7, pl. V) a été faite à peu de distance au-dessus des cotylédons. On y voit les faisceaux primaires de la tige qui forment de longues pointes caractéristiques et qui se rattachent par des cellules allongées rayonnantes à des vaisseaux ligneux isolés. Cette disposition montre que, dans le premier entre-nœud épicotylé, le pas-

sage de la racine à la tige n'est pas terminé et que la structure, à ce niveau est *tigellaire* (1).

Cependant, même dans ce cas, le liber interne est encore groupé près des faisceaux ligneux, et les îlots qu'il forme sont reliés par des anastomoses transverses; *les cellules du parenchyme central très volumineuses, ne renferment aucun élément criblé* (*pc*, fig. 7, pl. IV).

On peut donc se rendre compte, par ces observations, que dans beaucoup de Solanées, et même dans le *Datura Stramonium*, le tissu criblé interne ne naît pas dans le parenchyme central; il est, au contraire, en relation étroite avec les faisceaux ligneux et provient des mêmes assises du méristème primitif.

A propos de cette dernière coupe, je dois signaler la formation spéciale qui s'y rencontre. Dans cette région où l'accroissement radial est très grand et précoce, les cellules de la zone périmédullaire produisent, dans les arcs de cercle formés par les faisceaux primaires et le bois secondaire, de nombreuses assises de parenchyme secondaire, qui par suite de la rapidité de l'accroissement, se disposent fréquemment en séries radiales (fig. 7, pl. IV).

La même disposition générale des tissus se retrouve dans le *Datura ferox* et dans le *Datura meteloides*.

Capsicum annuum. — La marche du développement du tissu criblé interne dans cette plante est la même que dans la plupart des Solanées. Dans la plante adulte, ce tissu est réparti, en général, sur tout le pourtour du bois, de sorte que, dans les espaces interfasciculaires, les deux libers sont placés symétriquement par rapport au bois. Cependant cette disposition n'est pas absolument régulière : on trouve quelquefois que, sur un côté de la tige, il n'existe pas de tissu criblé interne. Dans ce cas, la zone périmédullaire est

(1) On sait que la structure de la région tigellaire peut se retrouver au-dessus des cotylédons, quelquefois dans plusieurs entre-nœuds (Flot, *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des arbres. Revue générale de botanique*, 1890).

tout entière différenciée en parenchyme, avec la même épaisseur radiale que sur les côtés pourvus de tissu criblé interne.

Nicotiana Tabacum. — Cette plante est l'un des principaux exemples cités par M. Hérail pour montrer l'origine médullaire du tissu criblé interne. Or, si l'on admet comme limite externe de la moelle les premiers vaisseaux ligneux, il va de soi que tout ce qui est en dedans de cette limite est *médullaire*. Ce n'est certainement pas dans ce sens que M. Hérail, et après lui M. Lamounette, ont employé cette expression : ils ont évidemment voulu dire que le liber interne est une différenciation de certaines cellules du parenchyme central. Examinons ce qu'il peut y avoir d'exact dans cette opinion.

Le point végétatif présente la structure décrite précédemment pour d'autres Solanées. Le méristème vasculaire se distingue de bonne heure par l'allongement de ses éléments et l'on peut déterminer avec une grande précision la limite entre ce méristème allongé et le parenchyme central dont les cellules sont moins hautes et trois ou quatre fois plus larges. Les premiers vaisseaux ligneux apparaissent dans la quatrième ou cinquième assise du méristème vasculaire. Plus bas, on voit le tissu criblé interne se différencier dans les assises les plus internes de ce méristème, laissant, entre les îlots libériens et le bois, deux ou trois assises de parenchyme. Le développement de la tige étant très grand, ces cellules prennent en peu de temps des dimensions assez considérables, mais elles diffèrent toujours du parenchyme central par leur forme, qui est plus allongée (fig. 14, pl. VI).

En coupe transversale, si l'on ne coupe pas dans le bourgeon terminal, on trouve les îlots criblés internes séparés des vaisseaux ligneux par ces cellules de parenchyme que leur dimension déjà grande peut faire prendre pour des cellules de la moelle proprement dite. L'argument tiré de ce que ce tissu criblé se forme dans des cellules déjà différenciées comme parenchyme n'a pas de valeur. On peut,

en effet, observer le même phénomène dans le liber externe, où le mode d'apparition du tissu criblé est le même. Serait-il admissible de dire dans ce cas, que le liber externe naît dans l'écorce? Si, dans la coupe transversale d'une tige jeune, on dessine d'une part le péricycle et le liber jusqu'à l'assise génératrice, et d'autre part la zone périmédullaire avec des faisceaux criblés, il sera impossible à un botaniste non prévenu de dire lequel des deux est le liber externe. Les coupes transversales sont donc insuffisantes pour établir l'origine du tissu criblé interne, origine qu'une coupe longitudinale passant par le sommet de la tige montre avec la plus parfaite évidence.

Lorsqu'une coupe longitudinale radiale ne passe pas par un faisceau criblé interne, on peut observer, entre les vaisseaux annelés et le parenchyme central plusieurs assises de cellules qui composent la zone périmédullaire : elles se distinguent, par leur allongement, des cellules du parenchyme central.

Physalis peruviana. — Je ne cite cette plante, dont la tige présente une structure analogue à la précédente, qu'à cause de la disposition remarquable des éléments vasculaires dans le pétiole. Le faisceau qui s'incurve pour former le tissu vasculaire de la feuille entraîne avec lui tous les éléments qui proviennent de la différenciation du méristème allongé, c'est-à-dire le péricycle, le liber, le bois, et la zone périmédullaire avec le tissu criblé interne. La région qui entoure la partie ligneuse du pétiole présente une structure homogène et l'on ne saurait établir de distinction entre les deux libers non plus qu'entre les deux régions du conjonctif, dont l'une provient de la zone périmédullaire, l'autre du péricycle. Le péridesme de la méristèle représente tout ce qui, dans le cylindre central provient de la différenciation du conjonctif externe.

Hyoscyamus albus. — Le tissu criblé interne est très développé, formant de nombreux petits îlots sans localisation spéciale. Les éléments de la région périmédullaire

prennent des dimensions transversales assez grandes, mais restent néanmoins faciles à distinguer du parenchyme central, sans recourir à l'étude du point végétatif. Le tissu criblé est souvent bordé, en dedans, d'une formation de parenchyme et de fibres analogues à celles qui composent le péricycle. Ces fibres forment la limite interne de la zone périmédullaire, de même que celles du péricycle sont la limite externe de la région vasculaire du côté de l'écorce.

Borraginées.

La Bourrache officinale (*Borrago officinalis*) a ses faisceaux primaires très proéminents en dedans du cercle libéroligneux secondaire; leur ensemble forme comme une série d'arcades dont les piliers sont les faisceaux primaires, les voûtes, du bois secondaire : les intervalles entre les piliers sont remplis d'un parenchyme à cellules grandes et allongées. Tout ce parenchyme non lignifié, nettement circonscrit, représente la zone périmédullaire. Le conjonctif central est remarquable par les très grandes dimensions de ses cellules, mortifiées de bonne heure (fig. 6, Pl. V).

La Consoude (*Symphytum officinale*) a toujours son bois primaire séparé des cellules aplaties du parenchyme central par trois ou quatre rangées de cellules, qui composent la zone périmédullaire. Sur une coupe longitudinale, on voit ces cellules s'incurver en même temps que le faisceau pour former le péridesme de la feuille.

La zone périmédullaire est représentée, dans le *Myosotis palustris*, par plusieurs assises de cellules allongées, à section étroite, qui se rejoignent, dans les rayons, avec celles du péricycle.

Caccinia glauca. — Dans cette plante la moelle se présente avec des cellules à parois sinueuses, en coupe transversale ; ces cellules se disposent en assises alternantes assez régulières en face des faisceaux ligneux. Les vaisseaux primaires sont toujours séparées de ces cellules médullaires par une certaine épaisseur de cellules plus petites, sans méats, qui entourent

la pointe du faisceau et s'étendent sur les côtés. L'accroissement rapide de la tige se fait sentir par des cloisons passant à travers plusieurs cellules. La moelle meurt au bout de peu de temps; ses cellules se colorent par le vert d'iode, celles de la zone périmédullaire restent actives et gardent la coloration du carmin. Sur une coupe longitudinale, ces cellules se font remarquer par leur longueur.

Gentianées.

Menyanthes trifoliata. — Les faisceaux libéroligneux sont entourés d'une gaine complète de parenchyme. Suivant le rayon qui passe par le faisceau, l'épaisseur de cette gaine est de deux assises de cellules, au minimum : on y observe, sur tout son pourtour, des cloisonnements centrifuges. Entre les faisceaux, les rayons sont composés des deux parties de la gaine englobant trois assises de cellules dans lesquelles se forme l'assise génératrice. Pour former un faisceau nouveau, l'assise génératrice cloisonne une ou plusieurs de ses cellules; en même temps, le péricycle et la zone périmédullaire se cloisonnent pour lui former une enveloppe de parenchyme. Les faisceaux corticaux sont enveloppés d'une gaine complète de conjonctif externe.

Erythræa Centaurium. — Le tissu criblé interne forme de petits groupes répartis sur tout le pourtour de l'anneau ligneux; il est séparé du parenchyme central par deux assises de cellules à membranes minces qui persistent alors même que le parenchyme central est complètement détruit.

Asclépiadées.

Asclepias Cornuti. — Dans cette Asclépiadée, les îlots libériens internes sont disséminés sur toute la face interne du bois, au milieu d'un parenchyme périmédullaire qui ne se distingue de la moelle que par les dimensions plus petites de ses cellules en coupe transversale.

Marsdenia erecta. — Cette plante présente à peu près la même disposition que la précédente, en ce qui concerne le

tissu criblé interne ; les cellules du parenchyme périmédullaire qui bordent le bois sont polyédriques. Il serait cependant difficile de rattacher à l'anneau ligneux cette formation de groupes criblés internes si nous n'avions vu, par l'examen du sommet végétatif, qu'elle a lieu aux dépens des cellules internes du méristème allongé (vasculaire).

Cynanchum monspeliacum. — Entre le bois et le parenchyme central, s'étendent des arcs de tissu périmédullaire dans lesquels se trouvent des îlots criblés. Les cellules de parenchyme périmédullaire qui les bordent vers l'extérieur sont écrasées. Entre les îlots criblés et le bois, les cellules sont polygonales. Elles sont produites par un méristème double qui se développe à la partie externe des faisceaux criblés internes.

Scrofularinées.

Browallia Czerwiakowskii. — La tige adulte présente un anneau ligneux compris entre deux régions qui renfermaient du tissu criblé. Dans la région interne, la seule dont nous nous occupions ici, les faisceaux criblés sont disséminés par petits groupes, sans ordre, au milieu d'un parenchyme homogène. Je n'en ai pas observé en contact direct avec les éléments du bois, il y a toujours au moins une cellule de parenchyme interposée : malgré cela, tous les faisceaux criblés sont voisins de la région ligneuse. En dedans des faisceaux criblés les plus internes, s'étend sur tout le pourtour de la région médullaire, un manchon de parenchyme homogène, dont les éléments allongés ont une section transversale étroite. On n'y observe pas de méats. Toute cette région, depuis le bois jusqu'au parenchyme central, est produite par le cloisonnement des cellules situées, dans le méristème primitif, entre le premier vaisseau ligneux et le parenchyme central : ce cloisonnement s'opère principalement en direction tangentielle, sans qu'on puisse préciser absolument s'il est centripète ou centrifuge ; il a pour effet d'augmenter de beaucoup le nombre des éléments de la région périmé-

dullaire, de sorte que la limite externe restant fixe, le tissu formé comprime la moelle dont la destruction est précoce. Si l'on compare, en coupe longitudinale, les cellules périmédullaires à celles du parenchyme central, on remarque que les premières ont, en général, deux fois plus de longueur que les secondes, avec une largeur deux fois moindre.

Bignoniacées.

Tecoma radicans. — Il a été beaucoup écrit au sujet de cette plante depuis les premières observations de Sanio, et je ne sache pas qu'on ait beaucoup ajouté à ce qu'il en a dit. Pour Sanio, le méristème interne naît dans les assises de l'anneau d'épaississement voisines de la moelle. Mais la théorie de l'anneau ayant été combattue par beaucoup de botanistes éminents, il fallut rechercher de nouveau l'origine exacte de ce méristème libéroligneux interne. M. Hérail s'en est occupé (1) et a donné à cette formation une origine *médullaire* : j'ai dit plus haut ce qu'on doit penser de cette expression, et pour en montrer l'inexactitude, je me vois obligé de refaire en partie une description qui a déjà été faite bien des fois.

Le point végétatif du *Tecoma radicans* renferme six assises d'initiales, dont l'interne, par le jeu des segments inférieurs, donne le parenchyme central. Dans le méristème allongé, les vaisseaux ligneux n'apparaissent que vers le troisième entre-nœud : ils laissent entre eux et la moelle proprement dite deux rangées de cellules : c'est la zone périmédullaire.

A mesure que la tige s'accroît, cette zone s'épaissit et c'est dans l'une de ses assises intérieures que se développe le méristème secondaire qui donne naissance à la formation cribro-vasculaire interne. Nulle part on ne voit les cellules du parenchyme central, différenciées dès le premier entre-nœud, donner naissance à de nouveaux éléments vasculaires.

Si les coupes longitudinales établissent d'une manière

(1) Hérail, *loc. cit.*

indiscutable l'origine des tissus, d'autre part, les coupes transversales seules peuvent nous en indiquer la distribution topographique. Examinons une coupe transversale du point végétatif, passant par le premier entre-nœud (fig. 8, pl. IV). Nous voyons un anneau de cellules transparentes, qui sépare l'écorce du parenchyme central ; on n'y distingue encore aucun vaisseau. Vers l'extérieur de l'anneau, des îlots de cellules recloisonnées indiquent la place des futurs faisceaux libériens. Au milieu de l'anneau, sur certains points, des cloisons continues partagent certaines assises de cellules : elles marquent la limite de bois et du liber. Plus en dedans, près de la moelle proprement dite, dont les cellules sont plus larges, on voit, en quelques points, des cloisons parallèles aux premières qui dédoublent l'une des assises internes, la dernière généralement ; c'est l'origine du méristème interne, qui donnera plus tard des tubes criblés, du parenchyme et des vaisseaux ligneux (x, fig. 8, pl. IV).

Dans l'entre-nœud suivant, la différenciation, plus avancée, nous permet de voir des faisceaux libériens séparés des premiers vaisseaux ligneux par un méristème continu qui a déjà donné plusieurs assises de cellules. Entre les premiers vaisseaux et la moelle proprement dite, la zone périmédullaire a déjà acquis une certaine épaisseur, qui continue à s'augmenter par le jeu de cloisonnements isolés ou continus.

Plus bas, enfin, ces cloisons isolées font place à une bande continue de méristème, qui produit des éléments ligneux vers l'extérieur et du tissu criblé vers l'intérieur. La formation ligneuse est continue, tandis que le tissu criblé se dispose par faisceaux dont les éléments les plus anciens sont écrasés ; entre ces faisceaux se trouve du parenchyme allongé.

La production du tissu criblé interne est localisée sur deux côtés opposés de la tige. Sur les deux autres côtés, la bande de méristème produit, vers l'intérieur quelques assises de parenchyme périmédullaire, et vers l'extérieur une plus grande quantité d'éléments ligneux, sans vaisseaux.

Les formations internes du *Tecoma radicans* se rattachent donc, d'une façon intime, aux productions libéroligneuses normales, avec lesquelles elles ont une origine commune.

Acanthacées.

Acanthus longifolius. — En dedans de la bande libéroligneuse, qui est continue, la zone périmédullaire se développe sur tout le pourtour sous forme de cellules allongées, qui se lignifient en même temps que le bois secondaire et acquièrent des membranes plus épaisses que les cellules médullaires. Dans chacun des angles du rectangle formé par l'assise ligneuse, se développent des faisceaux qui naissent dans la dernière assise interne du parenchyme périmédullaire, par le recloisonnement de certaines cellules déjà différenciées en parenchyme long. Il se forme ainsi un îlot qui acquiert rapidement un développement assez considérable grâce à un méristème propre, dont l'activité est d'abord localisée à la face externe de l'îlot, c'est-à-dire du côté de l'anneau ligneux. Plus tard, le méristème fait le tour de l'îlot et donne des éléments libériens et des éléments ligneux. En même temps, le conjonctif s'accroissant entre ce faisceau interne et le bois de la tige, il s'interpose entre ces deux formations une épaisseur de 15 à 20 cellules qui se lignifient.

Le méristème du faisceau interne donne d'un côté du tissu criblé, et de l'autre des éléments ligneux. Sur certains points, il produit des vaisseaux ligneux, il en résulte de véritables faisceaux cribro-vasculaires, dont la partie ligneuse regarde les bois de la tige. Cependant, dans l'un de ces faisceaux internes, j'ai pu constater la présence de vaisseaux dans la partie qui regarde la moelle. Par suite de la production d'éléments libériens nouveaux, il se produit un écrasement des éléments libériens primitifs, situés au centre du faisceau interne.

Justicia coccinea. — Cette Acanthacée possède une structure normale, qui présente cependant avec l'espèce précé-

demment décrite quelques points de ressemblance. On peut y remarquer, en effet, le grand développement du parenchyme périmédullaire, qui englobe de ses éléments allongés la pointe des faisceaux primaires et règne sur tout le pourtour du bois secondaire, avec une épaisseur variable. En certains points de fort accroissement, on voit les cellules se disposer en séries radiales, au nombre de 6-10 assises. On n'observe pas de tissu criblé interne.

Thunbergia alata. — La pointe des faisceaux est plongée dans un parenchyme périmédullaire assez abondant, qui s'étend, sur une ou deux assises d'épaisseur, le long du bois secondaire.

GAMOPÉTALES INFÉROVARIÉES.

Campanulacées.

Campanula Trachelium. — L'anneau vasculaire primitif produit, en dedans du bois primaire, une épaisse couche de cellules allongées, à parois minces, qui forme la zone périmédullaire. En certains points de cette zone naissent des fascicules criblés, dans lesquels un méristème subséquent produit, du côté extérieur, des éléments ligneux. Plus tard, la zone se lignifie ; elle forme alors, en face du bois, une bande épaisse de cellules allongées et englobe les faisceaux internes, en laissant, en dedans de leur partie criblée, une assise de fibres.

Le même phénomène se produit dans beaucoup d'autres Campanulacées, avec des modifications particulières à chaque espèce. Dans certaines de ces plantes, la zone périmédullaire ne se lignifie pas (*Phyteuma spicatum*, fig. 12, pl. IV) ; dans d'autres, il ne s'y produit pas de faisceaux (*Phyteuma canescens*, fig. 12, pl. V) ; mais partout son origine est intimement liée à celle de l'assise libéroligneuse normale.

Cucurbitacées.

Dans les Cucurbitacées, les faisceaux ne sont pas disposés

sur plusieurs cercles concentriques, comme on l'a quelquefois écrit, mais suivant les côtés d'un polygone étoilé à cinq pointes : les plus gros faisceaux occupent les sommets des angles rentrants. Les sinuosités de cette étoile sont très marquées dans certaines plantes (Bryone), atténuées dans d'autres. Enfin quelques-unes ont leurs faisceaux disposés plus régulièrement (*Ecballium*).

Cucumis perennis. — L'ensemble des faisceaux forme un pentagone étoilé : le faisceau qui occupe chaque pointe est accompagné de deux autres faisceaux plus petits dans lesquels il est facile de suivre le mode de différenciation des tissus, au moyen de coupes en série. On voit ainsi que la règle admise par M. Lamounette n'a rien d'absolu, et que le premier cloisonnement de la région libérienne interne peut très bien s'effectuer dans les cellules qui sont en contact immédiat avec les faisceaux. Dans ce cas, la moitié de la cellule qui touche le bois devient une cellule de parenchyme ; l'autre moitié se cloisonne encore pour donner du tissu criblé. Ce mode de division est d'ailleurs général : partout les tissus vasculaires sont accompagnés de parenchyme. Dans les faisceaux très développés, on trouve le liber interne séparé des vaisseaux ligneux par quelques assises de parenchyme et du parenchyme central par plusieurs assises de cellules, semblables à celles qui bordent extérieurement le faisceau tout entier. Elles représentent la zone périmédullaire.

Parmi les cellules du bord interne, on distingue, en coupe transversale, des cellules recloisonnées qu'on pourrait prendre, au premier abord, pour des éléments libériens ; l'étude des coupes longitudinales fait voir que ce sont des cellules de parenchyme allongé et que nulle part les vaisseaux criblés ne sont en contact immédiat avec le parenchyme central.

D'après cela, il existe donc, à chacun des deux pôles du faisceau bicollatéral, un arc de parenchyme. Si l'on tient compte de ce fait que le péricycle des Cucurbitacées forme en dehors et près des faisceaux une large bande de paren-

chyme à grands éléments, bordée extérieurement par une région péricyclique lignifiée, dans laquelle prennent naissance des faisceaux imparfaits (tubes criblés extralibériens); que d'autre part, l'écorce est excessivement réduite et que l'existence d'une moelle proprement dite a été mise en doute par plusieurs botanistes, je pense qu'il serait possible de rapprocher jusqu'à un certain point cette structure de celle des Monocotylédones : la couche périphérique du conjonctif externe des Cucurbitacées correspondrait à la même formation dans les Monocotylédones, et les deux gaines parenchymateuses des faisceaux à la gaine fasciculaire de ces mêmes plantes.

Lagenaria vulgaris. — La tige a une section pentagonale. Les faisceaux sont reliés, comme d'ailleurs dans l'espèce précédente, par une bande sinueuse de cellules isodiamétriques, dont les dimensions sont beaucoup plus petites que celles du parenchyme central. J'ai mesuré ces dimensions en divisions de mon micromètre oculaire et j'ai trouvé :

Pour les cellules médullaires :

Longueur	25 à 30 divisions.
Largeur	15 à 20 —

Pour les cellules de la région interfasciculaire :

Longueur	4 à 7 divisions.
Largeur	4 à 7 —

Dans le péricyle, les dimensions sont un peu plus grandes que ces dernières, sans jamais dépasser huit à dix divisions.

A cause de ces faibles dimensions longitudinales de ses éléments, cette bande de cellules peut être distinguée, même à l'œil nu, sur une coupe transversale colorée. On voit alors qu'elle relie tous les faisceaux, passe en dehors et en dedans de chacun d'eux et rattache même à la région vasculaire proprement dite les faisceaux libériens incomplets qui naissent au bord de la couche périphérique du péricycle. En coupe

longitudinale, la discordance entre ces cellules et celles du parenchyme central est frappante.

Cette plante nous fournit encore un exemple remarquable pour faire ressortir le lien qui existe entre la structure type des Monocotylédones et celle des Dicotylédones, par le rapport entre le péricycle général des Cucurbitacées et la région du cylindre central des Monocotylédones comprise entre le rang extérieur des faisceaux et l'endoderme, de même que l'analogie dans le tissu qui entoure immédiatement les faisceaux et leur forme une enveloppe particulière.

Bryonia dioica. — Sur de bonnes coupes, on peut observer, autour des faisceaux libériens, une assise plus ou moins étendue de cellules plus petites que celles du parenchyme central ou du péricycle. Ces cellules représentent la zone parenchymateuse, si remarquable dans les *Lagenaria.*

Cucurbita maxima. — La bande de cellules dans laquelle naissent les faisceaux laisse, en dedans du liber interne, une épaisseur de 4 à 8 cellules qui constituent la zone périmédullaire. Le parenchyme central se détruit de bonne heure et cette destruction s'arrête à la limite interne de la région périmédullaire, qui se trouve ainsi border la lacune centrale.

Ecballium elaterium. — Dans cette plante, la structure des faisceaux est la même que dans les espèces précédemment décrites, mais leur disposition générale change ; ils sont, en effe, trangés suivant les côtés d'un rectangle à coins arrondis et reliés par une étroite bande de ce tissu parenchymateux, à cellules isodiamétriques, qui englobe les faisceaux des *Lagenaria* et de la Courge. Les pointes internes des faisceaux sont bordées de quelques rangées de cellules appartenant au même tissu.

Rubiacées.

Rubia lucida. — Les vaisseaux primaires, très nombreux, sont disposés régulièrement suivant une ellipse. Toute la région des vaisseaux annelés et spiralés est plongée dans du

parenchyme à parois minces qui entoure chaque pointe. La lignification ne s'opère qu'à la hauteur des vaisseaux ponctués. Ce parenchyme s'étend, en dedans des faisceaux, en une bande de quelques cellules d'épaisseur : c'est la zone périmédullaire, qui demeure parenchymateuse. Il est bon de remarquer que le péricycle ne s'épaissit pas non plus.

Dans le *Galium Mollugo*, la zone périmédullaire est formée de cellules petites, non lignifiées avec quelques cloisons tangentielles. La moelle proprement dite disparaît au bout de peu de temps.

Composées.

La zone périmédullaire, est représentée, dans l'*Inula Conyza*, par une épaisse masse lignifiée située à la pointe des faisceaux et contribuant au stéréome de la tige. La production ligneuse périmédullaire est continue autour du cercle ligneux. En coupe transversale, ses cellules sont plus petites et ont des parois moins épaisses que celles de la moelle proprement dite. Les cellules contiguës aux vaisseaux primaires conservent leurs membranes minces.

Une jeune tige de *Sonchus oleraceus* montre une zone périmédullaire, cellulosique en face des faisceaux, lignifiée dans les rayons primaires.

L'Armoise (*Artemisia vulgaris*) présente une formation particulière décrite par M. Hérail et consistant en une production abondante de cellules médullaires secondaires dans la région externe de la moelle proprement dite. En dehors de ces cellules, la zone périmédullaire forme aux faisceaux ligneux une enveloppe de cellules à membranes peu épaissies, lignifiées. Ces cellules sont étroites et peu allongées ; elles ont à peu près la même hauteur que celles de la moelle proprement dite, mais sont trois fois moins larges; leurs parois sont plus épaisses sur les flancs des faisceaux ligneux.

La moelle de l'*Achillæa Millefolium* est lignifiée, ainsi que la zone périmédullaire ; il est néanmoins facile de distinguer ces deux régions à cause de la dimension transver-

sale plus petite des cellules de la zone périmédullaire, qui forme cinq ou six assises en face de la pointe des faisceaux ; son épaisseur diminue sur les côtés.

Une production analogue, mais beaucoup plus abondante, existe dans le *Lappa major*.

Les cellules de la zone périmédullaire du Souci (*Calendula officinalis*) forment deux ou trois assises de fibres, analogues à celles du péricycle. Ces fibres entourent la région ligneuse du faisceau et s'étendent sur tout le pourtour interne du bois secondaire.

Cirsium oleraceum. — Dans une épaisse tige de *Cirsium* les faisceaux libéroligneux forment un cercle assez régulier ; à chaque angle de la tige, un gros faisceau s'en détache. Il est intéressant d'étudier dans cette plante les transformations secondaires des éléments parenchymateux qui composent toute la région vasculaire (moins les faisceaux), depuis l'endoderme jusqu'à la moelle proprement dite. Tous ces éléments sont semblables entre eux à chaque instant de la période végétative : ils forment à chaque pôle du faisceau un massif de fibres étroites et nombreuses. Les éléments interfasciculaires se lignifiant, les petits faisceaux sont englobés dans ce tissu ligneux (conjonctif externe). Aux angles, un faisceau foliaire devient extérieur au cercle ; le conjonctif l'accompagne en faisant un angle très accentué, les faisceaux situés sur les côtés de cet angle se développent normalement à la direction de la bande de tissu conjonctif et en viennent à se regarder par leur bois, confondant leurs zones périmédullaires en une seule masse ligneuse. A un certain moment, le faisceau foliaire principal, qui occupe le sommet, a sa pointe conjonctive interne confondue avec le conjonctif qui englobe les faisceaux voisins. On conçoit qu'il ne saurait être question dans ce cas de péricycle ou de zone périmédullaire.

Lactuca stricta. — Cette espèce, qui n'a pas de liber interne, possède une zone périmédullaire fort nette, composée de trois ou quatre rangs de cellules allongées, non lignifiées.

Dans les rayons, cette zone se réunit au péricycle (fig. 13, pl. V).

Lactuca Scariola. — Dans la tige adulte de cette plante, les faisceaux ligneux forment des pointes très saillantes comprenant plusieurs rangées de vaisseaux entourés de parenchyme mince. Les cellules qui bordent le faisceau vers l'intérieur, de même que celles qui bordent le bois secondaire, épaississent leurs membranes et se lignifient. Elles forment ainsi une bande ligneuse continue, festonnée, épaisse de plusieurs rangs de cellules. En dedans de cette bande et en face des faisceaux, se trouvent des îlots de tissu criblé (fig. 15, pl. V). Il semble à première vue que ces faisceaux appartiennent à la moelle proprement dite, à cause de leur position en dedans de cette bande ligneuse, qui, sur certains points, forme toute la région périmédullaire : l'étude du développement des tissus montre que ce n'est qu'une apparence. J'ai rencontré, en effet, peu d'exemples où, dans le point végétatif, la distinction entre les différents histogènes fût plus facile à faire. Le parenchyme central se différencie rapidement en cellules considérablement aplaties (fig. 7, pl. III). Le méristème allongé forme une bande compacte très nette et, avant même l'apparition des premiers vaisseaux, les différentes régions de la tige sont parfaitement distinctes. Or, le premier vaisseau ligneux naît dans une assise profonde et laisse entre le parenchyme central et lui cinq ou six rangées de cellules allongées dans lesquelles on observe l'apparition de faisceaux criblés.

Tous les faisceaux internes sont donc, par leur origine, extérieurs au parenchyme central et doivent être rattachés aux formations vasculaires normales.

Sur une coupe longitudinale, la continuité de ces éléments vasculaires est parfaite. Une coupe radiale passant par un faisceau montre, en dedans du bois primaire : du parenchyme mince, allongé ; du parenchyme ligneux, à parois épaissies ; des tubes criblés mêlés de parenchyme mince. L'assise la plus interne est constituée par de longues cellules

de parenchyme, qui confinent directement à la moelle proprement dite. Entre les faisceaux, la zone périmédullaire forme de longues cellules à parois épaisses.

Lactuca saligna. — Chaque faisceau ligneux est accompagné, en général, d'au moins un faisceau interne de tissu criblé. Nous pourrons voir, par cet exemple, que l'existence des cellules de parenchyme entre le bois et les faisceaux internes n'est pas une raison suffisante pour attribuer à ces deux formations vasculaires des origines différentes. Si l'on examine une tige assez grosse, les faisceaux libéroligneux se montrent séparés des îlots criblés internes par plusieurs rangs de cellules. C'est à peu près la même disposition que dans la Laitue scarole, moins la lignification du parenchyme interposé. L'étude du développement, qui est le même dans ces deux espèces, montre que tous les groupes vasculaires et le parenchyme qui les accompagne proviennent d'un même histogène. Mais il n'est même pas besoin de recourir à l'étude du point végétatif pour être fixé sur ce point. Dans les parties jeunes de la tige on trouve, entre le bois primaire et les groupes criblés internes, un méristème double qui produit plusieurs assises de cellules primitivement disposées en files radiales (fig. 16, pl. V). L'activité de ce méristème n'étant que temporaire, les cellules qui en procèdent prennent peu à peu la forme de prismes hexagonaux et peuvent être prises plus tard pour du parenchyme médullaire si l'on se contente d'un examen superficiel. Le bord interne des îlots criblés présente aussi des cloisonnements centrifuges ; ils ont pour objet la formation de tubes criblés horizontaux, qui relient entre eux les groupes criblés internes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

STRUCTURE PRIMORDIALE.

La tige des Angiospermes s'accroît par le cloisonnement d'un nombre d'initiales réduit à trois pour les Monocotylédones et certaines Dicotylédones (Renonculacées), mais ordinairement plus grand (Lierre, Chêne, Marronnier, Solanées), et parfois même considérable (Euphorbe). Le cloisonnement de ces initiales produit généralement cinq assises distinctes : une pour l'épiderme, deux pour l'écorce, deux pour le cylindre central.

Les initiales du cylindre central fournissent, par des cloisonnements latéraux, le méristème vasculaire (desmogène de M. Russow), c'est-à-dire le tissu qui donnera les faisceaux et le conjonctif externe ; elles forment, par des cloisonnements perpendiculaires à l'axe, l'endistème, qui donnera le conjonctif central.

La différenciation du parenchyme central est plus précoce que celle des tissus qui l'entourent.

Le méristème vasculaire se différencie de la même façon dans toutes les Angiospermes, en *desmogène* et tissu interposé ou *conjonctif externe*. Du desmogène proviennent les faisceaux libéroligneux primaires. Ce qui reste du méristème vasculaire forme autour de la tige un anneau continu primitivement homogène, qui est le conjonctif externe. (Voir le tableau de la page 65.)

STRUCTURE PRIMAIRE.

Dans la plupart des Dicotylédones, les faisceaux libéroligneux sont disposés sur un seul cercle ; ils sont enveloppés et réunis par les éléments allongés du conjonctif externe.

Ce stade de différenciation est ce que l'on appelle ordinairement la *structure primaire* ; à ce moment, l'anneau vasculaire renferme des *faisceaux libéroligneux*, bordés extérieurement par le *péricycle*, intérieurement par la *zone périmédullaire*, et séparés par les *rayons primaires*.

Dans certaines plantes (Monocotylédones, Renonculacées,

le conjonctif externe forme à chaque faisceau une gaine de parenchyme plus ou moins sclérifié; et le reste de ses cellules devient souvent semblable à celles du parenchyme central ou du parenchyme cortical.

Dans beaucoup de Monocotylédones, le méristème vasculaire conserve son activité et produit, en dehors du cercle primitif, plusieurs rangs de faisceaux reliés par du tissu conjonctif.

STRUCTURE SECONDAIRE.

I. Le faisceau libéroligneux peut rester au stade primaire (Monocotylédones). Dans ce cas, s'il se forme des cercles extérieurs de nouveaux faisceaux (Graminées, etc.), les cellules interfasciculaires acquièrent des dimensions plus grandes et peuvent devenir semblables à celles du parenchyme central, quoique différentes par l'origine.

II. Ailleurs, le faisceau s'accroît au moyen d'un méristème libéroligneux particulier, dont l'activité est passagère (Cucurbitacées; certaines Renonculacées, Papavéracées, Polygonées, etc.), ou d'assez longue durée (Clématite, *Berberis*, *Menispermum canadense*, *Akebia quinata*, Lierre, etc.). Le parenchyme des rayons s'accroît radialement et tangentiellement en même temps que les faisceaux, soit par agrandissement de ses cellules (Renoncule, Anémone), soit par une multiplication corrélative de ses éléments. Dans ce dernier cas, il peut s'y former un méristème qui apparaît souvent au point de plus fort accroissement radial, c'est-à-dire en rejoignant les méristèmes des faisceaux ; ce méristème libéroligneux peut aussi se produire dans la région péricyclique (Polygonées, Bégoniées, *Menyanthes*), de sorte qu'il ne serait pas toujours exact de réunir l'assise libéroligneuse fasciculaire avec le méristème des rayons sous le nom d'assise libéroligneuse générale.

Quelquefois, l'accroissement se fait par la multiplication générale des cellules, sans méristème interfasciculaire localisé (*Glaucium luteum*, certaines Ombellifères, Cucurbita-

cées). Dans les Cucurbitacées, ces cellules ont des caractères spéciaux étudiés plus haut.

Dans les cas qui viennent d'être énoncés, la zone périmédullaire ne prend de caractère particulier qu'en face des faisceaux, soit qu'elle demeure parenchymateuse (*Glaucium luteum*, *Begonia*, *Achyranthes*, *Delphinium*, Cucurbitacées), soit qu'elle épaississe ses éléments en tissu scléreux (Renoncule, Clématite, *Menispermum*).

Dans les Ombellifères, qui n'ont pas d'assise génératrice générale, tout le conjonctif externe passe directement à l'état de tissu ligneux.

III. Enfin, dans la plupart des Dicotylédones, une assise libéroligneuse générale produit du liber et du bois secondaires, tant à l'intérieur des faisceaux primaires que dans les rayons. La zone périmédullaire se trouve alors nettement circonscrite entre le parenchyme central et la région ligneuse. Sa différenciation a lieu de diverses manières :

a. Elle demeure cellulosique (Pivoine, Borraginées, Euphorbe, Chénopodiacées).

b. Elle se différencie en deux régions : l'externe, englobant les pointes des faisceaux, demeure cellulosique; l'interne, contiguë à la moelle proprement dite, est lignifiée (Noyer, Orme, *Phyteuma*); ou bien c'est le contraire qui a lieu : la région externe est ligneuse et l'interne cellulosique (*Celtis australis*, Séneçon).

c. Elle est cellulosique sur tout le pourtour de l'anneau ligneux, avec des paquets de sclérenchyme en face des faisceaux (Malvacées, Peuplier).

d. Elle peut être tout entière lignifiée (Ailante, Lierre, Buis, Fenouil, Composées).

Quel que soit le mode ou le degré de la différenciation secondaire, on peut généralement reconnaître les cellules de la zone périmédullaire à leurs dimensions : leur longueur relative est toujours plus grande que celle des cellules de la moelle proprement dite.

FORMATIONS PÉRIMÉDULLAIRES.

La zone périmédullaire est le siège de certaines productions dues à l'activité génératrice de ses éléments propres.

1° Dans le cas le plus simple, on rencontre souvent, dans les plantes où la zone périmédullaire est très développée, des méristèmes dirigés suivant les branches du V formé par les vaisseaux primaires (*Paulownia*, Euphorbe, Houx, Ailante). Les éléments qui en proviennent sont exclusivement parenchymateux.

2° Certaines familles de plantes sont caractérisées par la présence, en dedans du cercle formé par les faisceaux ligneux, de groupes criblés ou cribro-vasculaires. L'étude du développement montre que ces formations apparaissent exclusivement dans la zone périmédullaire, par la différenciation de certaines cellules internes du conjonctif externe primordial (*Œnothera*, Solanées, *Tecoma*) ou de la zone périmédullaire (*Rumex crispus*, Acanthacées, Campanulacées, *Epilobium*). Dans certaines familles, ces faisceaux criblés sont isolés et naissent du recloisonnement de certaines cellules : les îlots sont alors formés de parenchyme et de tubes criblés (*Vinca*, *Erythræa*). Dans les Solanées, c'est quelquefois tout un groupe de cellules qui se cloisonne longitudinalement : il se forme alors des fascicules de tissu criblé, du parenchyme et des fibres plus ou moins épaissies (divers *Solanum*, *Hyoscyamus*). Dans les Cucurbitacées, les cellules les plus internes du faisceau criblé interne sont parenchymateuses et allongées.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, sous la direction de M. Gaston Bonnier, à qui j'adresse mes bien vifs remerciements pour son aide obligeante et pour les précieux conseils qu'il a bien voulu me donner.

EXPLICATION DES FIGURES

Dans toutes les figures, les lettres suivantes ont la même signification :
ép, **épiderme.**
éc, **écorce.**
mv, **méristème vasculaire.**
mve, **limite externe du méristème vasculaire.**
mvi, **sa limite interne.**
pm, **zone périmédullaire.**
pme, **limite externe de la zone périmédullaire.**
pmi, **sa limite interne.**
f^1, **faisceau primaire.**
li, **tissu criblé interne.**
pc, **parenchyme central.**

PLANCHE III.

Fig. 1. — Point végétatif d'*Evonymus japonicus;* en *mvi*, la différenciation du parenchyme central devient très visible.

Fig. 2. — *Quercus pedunculata.* Sommet exact.

Fig. 3. — *Quercus pedunculata.* Une coupe tangentielle faite dans le même sommet végétatif; *éc*, limite interne de l'écorce; *pc*, limite supérieure du parenchyme central; *a*, première feuille.

Fig. 4. — *Hedera Helix.* A la base de la feuille *a* les cloisonnements se raccordent avec ceux qui proviennent du sommet (*mv*).

Fig. 5. — *Datura ferox. éc* marque la limite interne de l'écorce; M, origine du parenchyme central.

Fig. 6. — *Solanum nigrum. a*, première feuille; *pc*, à droite, origine du parenchyme central; *n*, premier nœud; *l*, limite du parenchyme central et du méristème vasculaire; *pm*, en bas, zone périmédullaire, dans laquelle les cloisonnements générateurs du tissu criblé interne sont déjà visibles.

Fig. 7. — *Lactuca Scariola.* Point végétatif; *pc*, origine du parenchyme central; *a*,*b*, première et deuxième feuilles.

Fig. 8. — *Begonia ascotiensis. éc* est la limite interne de l'écorce; *iv*, cette cellule, et celle qui est au-dessous, sont les initiales du méristème vasculaire.

Fig. 11. — *Sinapis nigra*. Coupe longitudinale du faisceau représenté figure 9, pl. IV.

Fig. 12. — *Amarantus Blitum*. f^2, faisceaux secondaires; c, conjonctif interposé; f^1, faisceaux primaires entre lesquels se trouve le parenchyme central.

Fig. 13. — *Holcus mollis*. Coupe dans l'axe d'un faisceau, le premier vaisseau naît à une certaine profondeur dans le méristème vasculaire.

Fig. 14. — *Nicotiana Tabacum*. *li*, faisceaux criblés périmédullaires avec parenchyme long.

Fig. 15. — *Juglans regia*. Coupe radiale dans un faisceau foliaire primaire, avec zone périmédullaire très développée *pm*, et parenchyme central à cellules aplaties.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LES

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Par M. GEORGES POIRAULT

Les recherches dont les résultats sont consignés ici ont été faites au laboratoire de M. le professeur Van Tieghem, auquel j'adresse, en commençant, mes respectueux remerciements pour sa bienveillance et les facilités de travail que j'ai trouvées près de lui.

Ce Mémoire contient un ensemble d'observations anatomiques sur l'appareil végétatif des Cryptogames vasculaires, principalement des Fougères, des Marattiacées et des Ophioglossées. Il se divise en trois chapitres, dont le premier est consacré à la racine, le second à la tige, le troisième à la feuille. Chacun d'eux est précédé d'un court résumé des caractères morphologiques extérieurs, et de quelques particularités biologiques intéressantes.

Les détails de structure ont été exposés par membre et par région anatomique. Sans doute, ce mode d'exposition a des inconvénients ; des descriptions qu'il serait intéressant d'avoir complètes sont morcelées ou même tronquées, le fait saillant étant seul rappelé ; mais ces inconvénients sont compensés par l'avantage de pouvoir grouper dans un espace relativement restreint un nombre assez considérable de faits.

Bien que ces recherches aient eu principalement pour objet l'étude de la structure intime des éléments anatomiques et de leur disposition dans les différentes régions, on a indiqué, à l'occasion, les ressources que l'anatomie pouvait fournir pour la distinction des familles, des genres et des espèces.

Les matériaux de cette étude ont été empruntés à l'herbier du Museum et aux serres de cet établissement. J'adresse ici mes remerciements à MM. les professeurs Bureau et Maxime Cornu, aux botanistes attachés à l'herbier et au chef des serres, qui m'ont toujours montré la plus grande obligeance.

CHAPITRE PREMIER.

LA RACINE.

A l'exception de certains *Trichomanes* appartenant tous à la section *Hemiphlebium* (1), d'une Gleichéniacée, le *Stromatopteris*, et du *Salvinia*, toutes les plantes qui rentrent dans le cadre de notre étude sont pourvues de racines. Les plus grosses se trouvent chez les Marattiacées dans les *Angiopteris*, où elles dépassent un demi-centimètre de diamètre, dans les Ophioglosses, chez certains *Diplazium*, *Lomaria*, etc., et dans les Cyathéacées; les plus petites sont celles de l'*Azolla* et de certaines Hymenophyllacées, où elles ne dé-

(1) Le *Trichomanes muscoides* Swartz, se rattachant à cette même section, porte quelquefois des racines; le plus souvent, il en est dépourvu. Voir Giesenhagen : *Die Hymenophylluceen*, Flora, 1890.

Il n'est pas démontré que ces *Trichomanes* arhizes n'ont pas de racines de germination; il est même probable qu'ils en possèdent. En somme, dans l'état actuel de nos connaissances, l'absence de racine embryonnaire n'est certaine que dans le *Salvinia* et, d'après les récents travaux de M. Gœbel (*Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg*, Tome IX), dans certaines Utriculaires. Quant au *Stromatopteris*, cette curieuse Fougère de la Nouvelle-Calédonie pour laquelle Mettenius (*Ann. des Sc. nat.*, *Botanique*, 1861) a créé un genre spécial, j'ai examiné un grand nombre d'exemplaires de l'herbier du Muséum, et je n'y ai pas trouvé de racines.

passent pas trois à cinq dixièmes de millimètre. Chez les Polypodiacées, elles sont en général peu volumineuses.

Les racines sont jaune paille dans les Ophioglosses et les *Équisetum*, jaune brunâtre dans les Marattiacées, blanc grisâtre dans les *Marsilia* et le *Ceratopteris*. Chez les Fougères proprement dites, elles sont en général brunes ou noirâtres, mais l'extrémité en voie de croissance garde toujours une teinte jaune verdâtre.

M. Lachmann a fait remarquer (1) la longévité surprenante des racines des Fougères arborescentes. La durée de ces organes est également très grande dans les Ophioglosses. Chez ces plantes, comme nous aurons occasion de le dire, les racines correspondent aux feuilles. Dans bien des cas, la plante ne donne qu'une feuille chaque année (*O. vulgatum*, etc.); elle ne donne également qu'une racine. Le nombre des racines, aussi bien que celui des cicatrices foliaires, indique donc l'âge du pied qui les porte ; on voit ainsi que des racines sont encore actives après 20 et 25 ans. Toutefois ce mode de détermination de l'âge d'une plante d'Ophioglosse est sujet à incertitude, attendu que la plante produit quelquefois deux feuilles et des racines en nombre égal. Quoiqu'il en soit, les racines ont, chez les Ophioglosses, une longévité qu'on n'est pas habitué à rencontrer chez les autres plantes vasculaires.

L'extrémité de la racine est protégée par une *coiffe*, réduite à deux calottes dans l'*Azolla*, mais très épaisse dans beaucoup d'autres cas (Polypodiacées, *Ophioglossum*, *Angiopteris*, etc.).

La chute des assises successives de la coiffe s'opère de diverses manières : tantôt (*Marsilia*, etc.) la calotte tombe tout d'une pièce, les cellules demeurant unies entre elles par leurs faces latérales; ailleurs (*Polypodium venosum*, etc.), la gélification et la dissolution des membranes moyennes des cellules qui constituent une assise ne s'opérant que suivant les faces longitudinales, les cellules demeurent attachées

(1) *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (*Ann. de la Soc. bot. de Lyon*, 1889).

entre elles en longues files ; dans la plupart des cas, chaque cellule se détache isolément.

Certains *Oleandra* à rhizomes rampants (*O. Wallichii* Hk, *O. nodosa* Presl, *O. Cumingii* J. Sm.). portent de grosses racines présentant beaucoup d'analogie avec ce qu'on a appelé *porte-racines* chez les Sélaginelles. La racine est simple, verte sur une certaine longueur à partir du sommet végétatif, de plus en plus brune au fur et à mesure qu'on se rapproche de la base d'insertion. Ces racines atteignent 20 et 30 centimètres et ne se ramifient que lorsqu'elles viennent à toucher le sol, ou une accumulation d'humus. Dans la racine principale, l'épiderme est constitué par l'assise externe persistante de la coiffe dont çà et là certaines cellules s'allongent en poils cloisonnés, lignifiés et contenant de la chlorophylle (*O. nodosa*) ; dans l'*O. Wallichii*, cette lignification s'étend à toutes les cellules de la couche épidermique. Dans les racines souterraines, on ne retrouve plus les mêmes caractères et les poils présentent la structure habituelle aux poils radicaux.

A l'exception des *Botrychium* et des Ophioglosses, toutes ces plantes sont pourvues de *poils radicaux*. Très abondants dans certaines espèces de *Polypodium*, *Davallia*, *Acrostichum*, où chaque cellule de l'assise pilifère s'allonge en poil, ces productions sont plus rares dans d'autres espèces : *Asplenium Halleri*, *septentrionale* ; *Scolopendrium hemionitis*, etc. Suivant les espèces, ces poils se forment plus ou moins près du sommet ; l'*Azolla*, est, à ma connaissance, le seul exemple où les poils se formant jusque sur le sommet, amènent la chute de la coiffe.

L'*assise pilifère* (1) est formée tantôt de cellules courtes (*Polypodium*, *Asplenium Nidus*, etc.), tantôt de cellules allongées (*Marsilia, Doryopteris palmata*, *Ceratopteris thalictroides*, *Adiantum Capillus-Veneris*, etc.). Le plus souvent le poil prend naissance vers le tiers inférieur de la cel-

(1) P. Lachmann, *Structure et croissance de la racine des Fougères* (Bull. Soc. bot., Lyon, 1877).

lule (toutes les Fougères indigènes et la très grande majorité des autres espèces étudiées); plus rarement (*Marsilia*), le renflement qui doit se transformer en poil prend naissance au milieu de la cellule. Ailleurs, dans les *Equisetum*, les choses se passent différemment : la cellule de l'assise pilifère se sépare par une cloison en forme de verre de montre tournant sa concavité vers l'extrémité de la racine. Des deux cellules ainsi formées, c'est la petite qui s'allonge en poil.

Dans l'*Azolla*, les poils radicaux restent toujours incolores; mais dans les Fougères, aussi bien que dans les Marattiacées et les Equisétacées, ils prennent avec l'âge une coloration brune très caractéristique, et due à l'imprégnation des membranes par une substance désignée sous le nom très impropre d'acide filicitannique et dont il sera question plus loin.

Le poil radical, n'est comme on sait, qu'un prolongement tubuleux d'une cellule de la couche superficielle de la racine, prolongement dans lequel passe le noyau, qui en occupe la partie apicale. M. Haberlandt (1), qui a montré que la croissance des poils radicaux était exclusivement terminale, tire de cette position du noyau à l'extrémité du poil des conclusions très générales relativement au rôle du noyau dans la croissance. D'après cet auteur, le noyau de la cellule même du poil radical occupe d'abord le milieu de la longueur de cette cellule ; le poil débute par une invagination de la membrane qui se produit juste au-dessus du noyau et dans son voisinage immédiat. Le noyau entre dans le cul-de-sac ainsi formé par la membrane et se maintient constamment au fond de ce cul-de-sac, c'est-à-dire dans la région en voie de croissance.

Les choses ne sont pas toujours aussi nettes que le dit M. Haberlandt, comme il résulte de mes observations sur l'*Equisetum hiemale*. Dans cette plante le poil, a déjà atteint une longueur assez notable, que le noyau est encore à la partie basale. L'examen du poil à divers degrés de développement

(1) Haberlandt, *Function u. Lage des Zellkernes*, Iéna, 1887.

montre que le noyau reste toujours assez loin du sommet. L'extrémité du poil est occupée par un protoplasme vacuolaire, et par des grains d'amidon; en arrière, on trouve une ou deux grandes vacuoles, puis le noyau allongé à contour pâle et pourvu de trois à cinq grosses sphères de substance chromatique. L'examen du *Marsilia* et de quelques Fougères m'a fourni des résultats analogues.

La membrane des poils radicaux est composée de deux couches, une interne cellulosique se colorant en bleu par le chloroiodure de zinc, une externe présentant le caractère des membranes gélifiées et se colorant en jaune par le précédent réactif. Cette couche paraît correspondre à la cuticule épidermique des plantes supérieures, et en fait, comme le remarque M. Schwarz (1), les racines nées sur les tiges aériennes sont recouvertes d'une cuticule très nette, tandis que dans celles développées dans le sol, cette couche est remplacée par la couche muqueuse (2).

M. Schwarz a montré que si on fait passer des racines d'une atmosphère saturée d'humidité dans de l'eau de conduite, la croissance en longueur s'arrête, mais, la production de la substance constitutive de la membrane continuant, une couche d'épaississement apparaît dans la région terminale, siège exclusif de l'allongement.

M. Zacharias a revu des faits analogues d'abord sur les rhizoïdes de *Chara*, puis sur les poils radicaux de *Lepidium sativum*. Ce qui se produit quand on fait passer la racine de l'air dans l'eau peut se produire également dans l'air humide, dans des conditions que je ne connais pas bien, chez les *Marattia cicutæfolia*, *Angiopteris evecta*, *Davallia fœniculacea*, *Asplenium lucidum*, etc., et aussi dans l'eau pour des poils qui

(1) Fr. Schwarz, *Die Wurzelhaare der Pflanzen* (*Untersuchungen aus dem Botan. Institut. z. Tübingen*, 1883).

(2) D'ordinaire la paroi du poil radical est uniformément mince; toutefois dans certaines *Vittaria* (le *V. augustifrons* en particulier), la membrane est le siège d'épaississements spiralés s'étendant de la base du poil au sommet de la façon la plus régulière. Ces bandes épaissies, qui ont environ 2 μ de largeur, alternent avec des bandes minces de même largeur.

n'ont jamais été dans l'air humide. Des rameaux de *Selaginella Martensii* portant des racines aériennes avaient été coupés et placés dans l'eau à la température du laboratoire. Très rapidement ces racines développèrent d'abondantes ramifications absolument couvertes de poils radicaux. Chacun de ces poils portait à son sommet un épaississement considérable. Me proposant de revenir ultérieurement sur ces faits, dont je cherche à déterminer le détail, je dirai seulement ici que, cette croissance un moment interrompue reprenant, il y a dissolution partielle de ce bourrelet terminal dont il ne reste plus que quelques prolongements faisant saillie dans la lumière du poil, ou bien un étranglement marquant la place où l'arrêt de croissance s'est produit. Cet épaississement n'est pas de nature cellulosique; il contient souvent des inclusions d'une substance qui n'est pas protoplasmique, comme le dit M. Zacharias (1), mais paraît beaucoup plus voisine des mucilages ou du cal des tubes criblés (2).

(1) *Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren*, Flora, 1891, p. 478.

(2) M. Tomaschek (*Ueber die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschlaüchen von Colchicum autumnale* (*Botan. Centralblatt*, tome XXXIX, p. 1) a décrit des faits analogues. Malheureusement, cet auteur a fait son étude sans réactifs et bien des choses intéressantes ont dû ainsi lui échapper. M. Kny a décrit (*Stzb. d. Bot. Vereins f. Prov. Brandenburg*, 1878) des formations coralloïdes à la base des poils radicaux du *Stratiotes aloides*. Je me suis assuré que ces ramifications, qui partent de la membrane, ont une constitution fort différente de celles-ci, aussi bien que de ces prolongements de la membrane décrits depuis longtemps dans les rhizoïdes du *Marchantia*, et qui eux sont bien cellulosiques. Dans un intéressant mémoire (*Flora*, 1890, p. 314), M. Palla a montré que la membrane de cellulose peut se constituer indépendamment du noyau et par le seul jeu des phénomènes protoplasmiques. Dans ces expériences, qui ont porté notamment sur des poils radicaux de *Sinapis alba*, l'auteur produit la fragmentation du contenu protoplasmique d'un poil en plongeant la racine dans une solution de sucre à 10 p. 100 ; il constate alors que chaque masse de protoplasme s'entoure d'une membrane, même en l'absence de noyau. Cette plasmolyse brusque amène souvent la sortie du plasma par l'extrémité du poil auquel il reste attaché comme un bouchon. J'ai revu ces faits dans des circonstances un peu différentes. Si on transporte dans la solution normale de Knopp des plants d'*Equisetum hiemale*, dont les racines se sont développées dans de l'eau de conduite, on voit, au bout d'un certain nombre d'heures, que les poils radicaux se sont ouverts au sommet, laissant

A l'exception de l'*Ophioglossum*, de l'*Azolla* et de certaines Hyménophyllacées, les racines de presque toutes ces plantes produisent des racines latérales. Très régulière et fréquente dans les *Marsilia* et la plupart des Polypodiacées, cette ramification l'est beaucoup moins dans les Osmondacées, surtout dans les *Botrychium* et les Marattiacées où il n'y a plus aucune régularité dans la disposition des radicelles. Celles-ci sont insérées sur la racine-mère en deux ou trois séries linéaires, suivant le nombre des faisceaux (1); elles se développent de préférence sur le côté tourné vers la tige. Dans le *Botrychium Lunaria*, où les racines principales se dirigent non pas verticalement mais très obliquement dans le sol, les racines latérales se développent surtout à la face supérieure. Chez cette plante, comme chez les Marattiacées, il n'y a plus de relation fixe entre la structure interne, c'est-à-dire le nombre des faisceaux, et le nombre des séries de radicelles.

Le *Cerátopteris thalictroides* produit régulièrement deux séries opposées de radicelles, mais quelques-unes d'entre elles ne sortent pas au dehors. Après avoir traversé l'écorce interne, elles arrivent dans des lacunes creusées dans l'écorce externe et, trouvant là des conditions favorables à leur développement, descendent directement dans la lacune où elles demeurent incluses, produisant à leur surface des ébauches de poils radicaux. Ces racines intra-corticales ne sont pas rares et souvent la même coupe en montre deux opposées aux extrémités d'un même diamètre. L'étude du développement nous apprend par suite de quelles

échapper une partie de leur contenu, comme dans l'expérience de M. Palla, mais ici le phénomène est produit par un liquide ayant un coefficient plasmolytique beaucoup plus faible que l'eau sucrée. Les poils radicaux qui se développent ultérieurement dans cette solution nutritive ne présentent plus ce phénomène.

(1) M. Van Tieghem (*Origine des membres endogènes*, p. 380) a signalé la présence de quatre rangées de radicelles dans les racines binaires d'*Osmunda* et de *Todea*. Dans les racines ternaires d'*Equisetum*, les racines sont souvent en six rangées.

circonstances elles entrent si facilement dans les lacunes.

La racine du *Ceratopteris* s'édifie par le cloisonnement régulier d'une cellule tétraédrique, dont le mode de division est celui de la racine des Polypodiacées; l'assise endodermique est donc distincte à une très faible distance du sommet et les cellules-mères des radicelles commencent de très bonne heure à se diviser. Une coupe axile passant par les deux faisceaux ligneux montre deux séries de radicelles à différents états de développement. Si, comme c'est le cas dans beaucoup de Polypodiacées, l'écorce avait terminé sa croissance au moment de l'élongation du cône radicellaire, la radicelle sortirait perpendiculairement à l'axe de la racine; mais, cette écorce continuant à croître longitudinalement, la radicelle est entraînée par ce mouvement de croissance et prend une direction oblique (fig. 1) qui la fait arriver directement dans la lacune, où des conditions favorables d'humidité (secondées peut-être par un géotropisme plus marqué qu'il ne l'est d'ordinaire dans les radicelles) lui permettent de se développer.

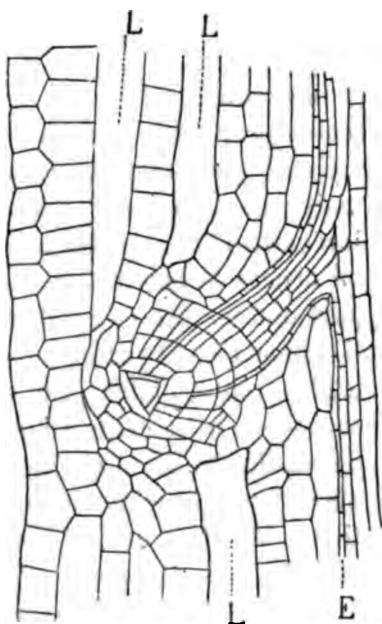


Fig. 1. — *Cératopteris thalictroides* Brongt. — Coupe longitudinale de la racine montrant le trajet oblique de la radicelle dans l'écorce. — L, lacunes; E, endoderme (Gross. 160).

La ramification latérale des racines est la règle chez les Filicinées, les *Marattia* et les *Angiopteris*. Dans les Ophioglosses, cette ramification est dichotome.

Le mode d'insertion des racines sur la tige a été fort bien étudié par M. Lachmann dans un mémoire récent où le

lecteur trouvera également quelques développements sur la biologie de la racine des Fougères (1).

Les traits généraux de la structure de la racine sont trop connus pour que je les rappelle ici; aussi en viendrai-je tout de suite au résumé des particularités offertes par les différentes régions : écorce externe, écorce interne et endoderme, cylindre central.

Écorce.

Les cellules de l'*écorce externe* ont quelquefois leurs parois incolores, parfois même à reflets d'un blanc brillant et comme collenchymatoïdes (*Asplenium zeylanicum*, Marattinées, etc.); mais dans l'immense majorité des cas, ces parois sont colorées en jaune, en brun ou en noir et finement réticulées ou ornées d'épaississements spiralés très visibles dans la plupart des cas. Mais c'est dans certains *Vittaria* — en particulier dans l'écorce externe — qu'ils offrent leur développement le plus remarquable. En aucune cellule (sauf dans les vaisseaux) je n'ai vu ces travées spiralées se présenter avec autant de régularité. L'écorce de la racine des *Vittaria* montre plus nettement qu'aucune autre la succession régulière, en direction centripète, des éléments à épaississements *spiralés* très écartés, aux éléments *réticulés* dont les mailles deviennent de plus en plus étroites, au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'endoderme, lequel est limité extérieurement par une assise de cellules finement *ponctuées*.

Ces *Vittaria* montrent encore une particularité intéressante. — Dans la racine de beaucoup de Fougères, on observe sur les parois des cellules des formations verruqueuses faisant saillie à l'intérieur. Ce sont des prolongements cellulosiques de la membrane, laissant voir dans leur partie axile un fin canalicule qui correspond à une ponctua-

(1) P. Lachmann. *Contributions a l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (*Bull. de la Soc. Bot. de Lyon*, 1889). Pour l'insertion des racines sur la tige des Ophioglossées et des Mariattacées, voir les Mémoires de MM. Rostowzew et Kühn cités plus loin.

tion. Dans les plus grosses de ces productions, ressemblant à des sortes de cornes, souvent mamelonnées à leur base et qui traversent presque complètement la cavité cellulaire, ce canalicule central peut se ramifier. Parfois, quand ces cornes sont un peu larges, deux ou trois canalicules les traversent parallèlement. La racine de l'*Asplenium lucidum* se prête bien à l'étude de ces épaississements locaux de la membrane, mais c'est dans les *Vittaria* qu'il faut aller en chercher les exemples les plus singuliers. Chez quelques-unes de ces plantes, certaines cellules de l'écorce externe paraissent presque entièrement remplies d'une masse brune qui provient de l'épaississement exagéré d'une partie de paroi longitudinale de cellule. Cette masse est de nature cellulosique, mais imprégnée de cette substance brune spéciale qui est probablement une sorte de vasculose beaucoup plus attaquable par les réactifs chimiques que celle des vaisseaux, et dont il sera question plus loin.

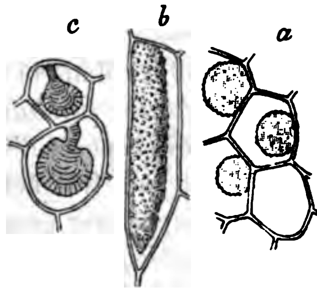


Fig. 2. — *Vittaria* sp. — Racine, épaississements pariétaux des cellules de l'écorce externe. — *a*, coupe transversale; *b*, vue longitudinale; *c*, coupe transversale après l'action de l'hypochlorite de soude (Gross. 300).

La matière brune détruite par l'hypochlorite de soude, qui agit très rapidement, ces masses se colorent en bleu par l'acide sulfurique et l'iode, ou par le chloro-iodure de zinc, et, se gonflant comme le montre la figure 2, paraissent rattachées à la paroi par une partie rétrécie. Elles sont parcourues par de fins canalicules dont je n'ai pu suivre exactement le trajet, les matériaux d'herbier qui ont servi à ces recherches étant en assez mauvais état de conservation. Rarement les épaississements généraux de la membrane des cellules de l'écorce externe sont aussi développés que ceux que nous décrirons plus loin dans l'écorce interne (*Loxsoma*, *Cystopteris*, etc.); la couche épaissie est située sous l'assise pilifère, ou bien l'épaississement s'étend aux deux ou trois

couches sous-jacentes (*Polypodium dryopteris*, *Aspidium oreopteris*, etc.).

Chez les Ophioglossées, l'assise la plus superficielle de la racine épaissit fortement la paroi externe de ses cellules. Cette sclérose s'étend parfois très avant sur les faces latérales, sous la forme d'un épais bourrelet ; ailleurs on voit se développer, par places, sur les parois radiales un cadre à section circulaire rappelant par son aspect général le réseau sus-endodermique de la racine des Conifères. Souvent aussi de ces épaississements partent d'épais prolongements verruqueux développés isolément ou par groupes et particulièrement visibles dans la racine du *Botrychium Lunaria* et de l'*Ophioglossum pendulum*, bien qu'ils se retrouvent dans la plupart des espèces d'Ophioglosses. Cet épaississement de la paroi externe, très net dans l'*Ophioglossum lusitanicum*, va jusqu'à supprimer presque complètement la cavité cellulaire dans l'*Ophioglossum palmatum* (1). Ajoutons que dans cette plante la seconde assise présente souvent par places le même caractère. A côté de cet épaississement unilatéral des parois externes de l'assise superficielle de la racine, nous trouvons chez d'autres espèces : *O. Bergianum*, *fibrosum*, *ellipticum*, *capense*, un épaississement régulier de toute la paroi. Ce mode d'épaississement paraît localisé chez les espèces à racines *normales*. Les cellules de l'assise pilifère sont très petites, contrastant par leur taille avec celles de l'assise sous-jacente. Chez les autres espèces, qui toutes ont des racines *anomales*, l'assise pilifère est formée de grandes cellules ayant même taille que les cellules corticales.

L'*Oph. Gomezianum* var. *latifolium* présente une particularité unique chez les espèces de ce genre. Chez cette plante, connue seulement par les exemplaires rapportés d'Afrique par le professeur Schweinfürth, l'assise la plus superficielle de la racine montre les parois externes de ses cellules épaissies et lignifiées, comme l'indique la coloration rouge qu'elles

(1) Van Tieghem, *Sur quelques points de l'anatomie des Cryptogames vasculaires* (*Bull. de la Soc. Bot. de France*, 1883, p. 171).

prennent avec l'acide chlorhydrique et le phloroglucine. L'épaississement n'est pas uniforme, mais réparti suivant des bandes très obliques par rapport à l'axe de la racine, de telle sorte que, sur des coupes transversales, l'assise externe paraît toute déchiquetée et qu'on ne peut juger de la structure que sur des coupes longitudinales. Dans tous les autres Ophioglosses, j'ai pu m'assurer que les épaississements des parois externes des cellules superficielles de la racine prennent avec le chlorure de zinc iodé une teinte bleue très nette; ils sont donc constitués par de la cellulose et non pas par de la cutine comme le pensait M. Van Tieghem (1).

Notons, pour terminer ce qui nous reste à dire de l'écorce externe, que ses cellules contiennent quelquefois de petits grains de chlorophylle donnant naissance à de l'amidon : *Polypodium* (*Phlebodium*) *venosum*, *Polypodium Fendleri*.

Les épaississements colorés en rouge brun ou en brun noirâtre, si caractéristiques de la *zone interne* de l'écorce dans la racine des Fougères, se présentent sous deux aspects (2) : tantôt ils revêtent *uniformément* la paroi; tantôt ils se développent davantage sur la face externe que sur la face interne, ou inversement. Ces cellules *également épaissies* forment autour du cylindre central un anneau continu (beaucoup de *Pteris* : *Pt. umbrosa*, *serrulata*, *aquilina*; *Woodwardia radicans*: tous les *Gleichenia*, aussi bien ceux de la section *Eugleichenia* : *Gl. polypodioides*, etc., que les *Mertensia*; la plupart des espèces du genre *Monogramme*, etc.). La puissance de cet anneau varie avec les espèces. Ailleurs l'anneau scléreux, diminuant brusquement d'épaisseur en face des groupes de protoxylème, où il se réduit parfois à une seule cellule remarquable par la largeur de ses ponctuations, se transforme en deux demi-croissants enserrant

(1) *Loc. cit.* p. 173.
(2) Schwendener. *Schutzscheide und ihre Verstärkungen* (Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. in Berlin, 1882).

le cylindre central dans leur concavité : semblable disposition se montre dans le *Phlebodium venosum*, les *Polypodium irioides*, *P. decurrens*, *P. phymatodes*, etc. Dans le *Polypodium phymatodes*, les cellules internes sont uniformément épaissies et colorées en jaune, tandis que la couche externe est d'un rouge brun et ne porte d'épaississement que sur la face touchant à l'endoderme.

Les parties de sclérenchyme situées au dos des faisceaux ligneux prennent par l'action de la potasse une teinte rouge brun, tandis que ce réactif communique aux parties situées en regard des faisceaux libériens une teinte beaucoup plus sombre.

Le sclérenchyme formé de cellules *inégalement épaissies* se montre dans la très grande majorité des racines d'*Asplenium* ; c'est toujours sur la face externe que les membranes de ces éléments présentent leur maximum d'épaisseur. On observe les mêmes variations que dans le cas précédent, c'est-à-dire qu'il y a, autour du cylindre central, soit un anneau continu de scléréides (*Ceterach officinarum*), soit un double croissant (*Asplenium myriophyllum*, *diversifolium*, etc.).

Ces deux modes d'épaississement se trouvent parfois associés. Dans le *Platycerium alcicorne*, le cylindre central de la racine est enserré dans un double croissant de cellules également épaissies, à la périphérie duquel on observe d'autres cellules portant seulement sur leurs faces internes des épaississements en fer-à-cheval ; dans l'*Onychium japonicum*, on rencontre la disposition inverse ; ici c'est l'assise sus-endodermique qui a ses parois internes plus fortement épaissies que ses parois externes.

Les cellules cristalligènes à silice, si fréquentes dans les *Trichomanes*, paraissent manquer à la racine de ces plantes.

Il nous faut maintenant dire un mot des *réactions chimiques des membranes*. Dans les Marattinées (*Marattia*, *Angiopteris*, *Ophioglossum*), la paroi est cellulosique, mais formée d'une cellulose spéciale très peu condensée, qui après l'action de la potasse étendue prend avec l'iode une coloration

bleu pâle. Traitées par l'acide sulfurique, ces parois se dissolvent rapidement, ce qui n'est pas le cas dans les Fougères. Chez celles-ci, la membrane cellulaire est imprégnée d'une substance spéciale, encore très mal définie au point de vue chimique (1), qui change complètement les propriétés de la cellulose. Si l'on traite par l'acide sulfurique une coupe de racine d'*Asplenium lucidum*, par exemple, on voit que l'écorce, tout entière colorée en brun, résiste à l'action du réactif. Si on traite de même une coupe de racine de *Cystopteris bulbifera*, toutes les membranes se dissolvent, à l'exception des cellules superficielles de l'écorce, l'assise pilifère et les deux couches sous-jacentes, qui seules sont colorées. On voit par ces deux exemples, représentant deux cas extrêmes, que la résistance des membranes est intimement liée à leur coloration. Il ne s'agit ici ni d'une cutinisation, ni d'une lignification des membranes; car, après avoir décoloré les coupes par un séjour d'une dizaine de minutes dans l'eau de Javel, on voit que toutes les parois cellulaires se colorent en bleu par le chloro-iodure de zinc (1).

(1) Walter. *Die dickwandigen Braunenzellen der Farne* (*Bibliotheca Botanica*, 1890).

(2) D'après M. Terletzki, les cellules de l'écorce de la racine du *Struthiopteris germanica* et du *Pteris aquilina* seraient lignifiées. Je me suis assuré de l'inexactitude du fait. Sous le nom de *ligneux*, on désigne un ensemble très complexe dont la composition n'est pas identique chez les Angiospermes et les Gymnospermes, peut-être même chez les Archégoniées vasculaires. C'est un mélange, avec la cellulose fondamentale, de vasculose et de lignine (G. Bertrand), associées à des gommes qui paraissent jusqu'ici caractériser chacun des grands groupes de Phanérogames. Chez les Angiospermes, cette gomme est la *xylane* qui, par hydratation, donne du xylose. Chez les Gymnospermes, la xylane est remplacée par un mélange de deux gommes : la *mannane*, donnant par hydrolyse du mannose, et la *galactane*, donnant du galactose. En épuisant le ligneux par l'eau tiède, l'alcool bouillant et la lessive de soude, on peut enlever les gommes (xylane, etc.) et la lignine, lesquelles peuvent être précipitées de la dissolution par des procédés sur lesquels je ne m'étendrai pas, et que le lecteur trouvera indiqués dans la note de M. G. Bertrand (*Recherches sur la composition immédiate des tissus végétaux*, *Comptes rendus de l'Ac. des sciences*, 20 juin 1892 ; *Bull. Soc. Chim.*, Paris, III, T. 7,468). La réaction de la cellulose (coloration en bleu par le chloro-iodure de zinc) est trop connue pour que je m'y arrête. La *vasculose* est insoluble dans la lessive de potasse chaude, dans l'acide sulfurique concentré et le réactif de Schweizer; elle fixe les matières colorantes d'aniline (fuchsine,

ment lié à la contraction de la racine, et que, lorsque la racine ne se contracte pas, l'endoderme n'est pas plissé.

D'autre part M. Van Tieghem tend à ne pas admettre la préexistence des plissements et voici pourquoi. Il a montré que ces cellules à cadre lignifié ne sont pas limitées exclusivement à l'assise la plus interne de l'écorce mais que (en dehors de l'endoderme qu'elles caractérisent toujours, dans la racine du moins), elles peuvent apparaître à différentes profondeurs dans l'écorce et jusque dans l'assise pilifère. Quand elles occupent cette situation, et c'est le cas dans la racine de plusieurs Conifères et Cycadacées, leur étude sur le vivant devient possible. Or, sur la racine intacte, M. Van Tieghem a vu le cadre *non plissé* et il en conclut « qu'il doit en être de même dans l'endoderme, bien que la situation profonde de cette assise ne permette pas de s'en assurer directement » (*l. c.*, p. 169).

Mais ce n'est là qu'une inférence; et, puisque d'après M. Schwendener le plissement est dû à une diminution de tension, si cette diminution ne se produit pas, le cadre conservera sa forme plane. On ne peut donc pas conclure de l'aspect d'une assise à cadres dans une région déterminée à celui qu'elle aura dans une autre.

De plus, si on examine la racine dans une région où la contraction ne s'est pas encore produite, on ne trouvera pas de plissements alors qu'il suffirait de l'examiner un peu plus haut, dans la région déjà contractée, pour trouver des plissements très nets.

Cette assise peut être plissée dans un cas, parfaitement rectiligne dans l'autre. Bien mieux, dans la même couche, dans l'endoderme, les cadres peuvent être plissés ou dépourvus de plissements. M. Van Wisselingh avait déjà noté que, chez certaines Phanérogames, les plissements endodermiques font défaut, et j'ai observé chez les Cryptogames vasculaires des faits identiques. Les cadres de l'endoderme de la racine des Ophioglosses ou des *Angiopteris* sont absolument plans. Ceux des *Equisetum* sont plissés.

Lorsqu'un cadre revient sur lui-même, il doit certainement y avoir un moment où, la limite d'élasticité étant dépassée, les plissements font place à des fentes. Ceci arrive plus tôt ou plus tard, suivant le degré de flexibilité de la substance qui les constitue, et toutes ces baguettes — subérifiées ou lignifiées? lequel des deux, c'est bien difficile à dire — qui font corps avec la membrane dans les cellules de l'endoderme, ne sont pas également élastiques. Les unes se plisseront facilement; chez les autres, plus rigides, il se formera des fentes. C'est ce que j'ai observé dans la racine des Ophioglosses, dans la tige des *Botrychium*, dans la feuille du *Fadyenia prolifera*, etc.; car l'endoderme se présente partout avec les mêmes caractères et les détails que je donne ici, à propos de la racine, me dispenseront de plus amples développements quand je parlerai de la tige et de la feuille. Voici donc ce que j'ai vu dans la racine de l'*Ophioglossum vulgatum*.

Si on examine une coupe transversale de racine d'*Ophioglossum vulgatum* très âgée où la couleur jaune primitive a fait place à une teinte brunâtre, on voit très fréquemment les cadres lignifiés des parois longitudinales des cellules endodermiques recouverts d'un dépôt particulier qui prend, avec le bleu d'aniline, la teinte caractéristique des dépôts calleux (*Callose* de M. Mangin) (1). L'ensemble de ce dépôt affecte la forme d'une lentille biconvexe où le plan de séparation des deux parties symétriques représenterait le cadre lignifié (fig. 3). Les réactifs montrent que la composition de ce cadre n'est

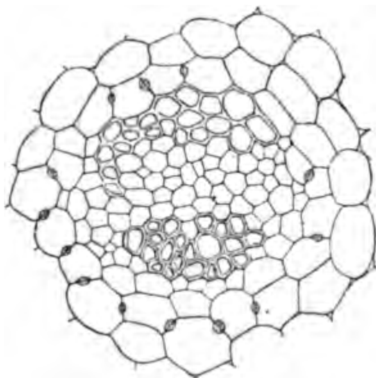


Fig. 3. — *Ophioglossum vulgatum*, racine. — Dépôts *calleux* sur le cadre endodermique (Gross. 200).

(1) Voir au chapitre III le paragraphe relatif aux tubes criblés.

pas modifiée : ces bandes lignifiées prennent avec le vert malachite, après dissolution de la substance calleuse par l'hypochlorite, une coloration très nette. Il est même possible en laissant subsister le dépôt calleux de faire apparaître, par une double coloration, la différence de composition de la membrane et de son revêtement. Les coupes longitudinales montrent sur les cadres ces traînées de substance calleuse ; mais l'étude à un grossissement suffisant fait voir que ce dépôt n'est pas uniformément réparti. Le cadre paraît rayé transversalement de bandes calleuses assez irrégulières, qui, par leur confluence, donnent au premier abord l'illusion d'un dépôt homogène recouvrant la partie lignifiée, et ne s'étendant pas à la partie cellulosique de la membrane.



Fig. 4. — *Ophioglossum vulgatum*, racine. — Paroi radiale de cellule endodermique vue à plat, montrant les fractures des cadres et le début des dépôts *calleux* (Gross. 425).

Pour arriver à se rendre compte du mode de formation de ce dépôt, il est nécessaire d'examiner des racines plus jeunes. Çà et là dans une semblable racine, surtout en face des points où le parenchyme cortical a été plus ou moins entamé (et cette blessure se traduit extérieurement par une petite cicatrice brune), on voit la baguette du cadre endodermique fendue ou seulement entamée sur le bord. Les lèvres de cette fente deviennent le siège d'un dépôt calleux qui s'étend peu à peu de part et d'autre de la fracture. Si la fente embrasse toute la largeur du cadre, son ensemble présente vue de face une vague ressemblance avec un stomate dont la fente serait l'ouverture et le dépôt calleux les cellules de fermeture (fig. 4).

On voit ainsi souvent sur une même cellule endodermique

un certain nombre de ces formations à différents états de développement. Ces productions prenant naissance à une faible distance les unes des autres, les cals tendent à confluer et le cadre paraît couvert du dépôt continu que nous avons décrit plus haut. Bien souvent, dans les racines assez jeunes, on ne trouve ces fractures endodermiques qu'à des intervalles assez éloignés et encore ne se montrent-elles souvent que sur quelques parois radiales. Mais, dans les racines très âgées et qui ont commencé à s'altérer, on peut les trouver facilement, et en coupe transversale l'endoderme de la racine rappelle alors comme aspect l'endoderme de certaines Conifères où le cadre lignifié est entouré d'un dépôt de cellulose. Dans l'Ophioglosse, ces dépôts calleux se rencontrent aussi sur les faces supérieures et inférieures des cellules.

En somme, il y a là deux faits bien distincts, la rupture de l'endoderme et le dépôt sur le bord des fentes d'une substance spéciale ayant les réactions du cal des tubes criblés, sans que je prétende, bien entendu, identifier ces deux produits.

Dans les *Equisetum*, je n'ai rien observé de semblable, probablement parce que je ne me suis pas placé dans de bonnes conditions; mais la question demande de nouvelles recherches.

En résumé, il y a deux sortes d'endodermes, ceux qui se plissent, ceux qui ne se plissent pas. Parmi ces derniers, il en est peut-être qui pourraient se plisser sans rupture dans des conditions déterminées; en tous cas, certains autres paraissent assez peu élastiques, et se fracturent quand la cellule a, pour une cause ou pour une autre, perdu de sa turgescence. Il reste à savoir si, dans les endodermes élastiques plissés, le plissement ne peut être accompagné de ruptures du cadre, et si, comme il arrive pour les endodermes à cadres rigides, les lèvres des fractures sont le siège d'un dépôt particulier présentant avec le cal des tubes criblés certaines analogies de coloration (1).

(1) Je reviendrai d'ailleurs très prochainement sur ces questions. La présence de ces cadres, plissés ou non, paraît être un fait absolument général

Chez les Fougères, les Hydroptérides, les Équisétacées, les cellules endodermiques sont aplaties tangentiellement ; chez les Ophioglosses, elles le sont beaucoup moins et chez les Marattiacées (1) elles sont fort larges.

Dans tous les cas, la cellule contient un noyau, un protoplasma finement granuleux et de très nombreux globules d'une substance grasse qui prend avec la teinture d'alkanna une coloration rouge caractéristique. Dans certains cas, cette coloration se montre si intense qu'on n'a pas besoin de rechercher où sont les cadres pour déterminer l'endoderme. Seuls parmi les Filicinées, les *Trichomanes* ont un endoderme amylifère (2).

Formations secondaires. Cicatrisation des blessures. — M. Van Tieghem (3) a signalé depuis longemps les *productions péridermiques* de la racine des Marattiacées. Plus récemment (4), il a montré que dans les grosses racines d'*Angiopteris* il se fait, outre le liège, une couche assez épaisse de phelloderme. Nous ajouterons seulement que ce liège n'est pas lignifié, mais imprégné d'une substance analogue à celle qui brunit les membranes des Fougères et leur donne la résistance que nous avons déjà signalée.

Les racines d'*Ophioglossum* ne forment pas de liège ; mais si l'on vient à détacher une lanière d'écorce, on voit la série la

dans la racine. Nous verrons plus loin, à propos de la tige, qu'il n'en est pas toujours ainsi et que, distincts à la base, ils peuvent disparaître plus haut (*Ophioglossées*, *Marattiacées*).

(1) D'après M. Kühn (*l. c.*, p. 471 et 480), l'endoderme de la racine du *Kaulfussia* et du *Marattia fraxinea* aurait ses cellules faiblement épaissies sur leurs faces externes, subérifiées et lignifiées sur leurs faces radiales, subérifiées seulement sur leurs faces internes. Je n'ai pas étudié ces deux plantes, mais dans l'*Angiopteris evecta*, on n'observe rien de semblable, et les faces externes et internes sont cellulosiques et nullement cutinisées. Quant aux faces radiales, elles sont munies de très larges cadres lignifiés, mais à un degré beaucoup moindre que les places correspondantes de l'endoderme des Fougères (réaction de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique).

(2) Lachmann. *Structure de la racine des Hyménophyllacées* (*Bull. de la Soc. Bot. de Lyon*, 1886).

(3) *Mémoire sur la racine*, p. 70.

(4) *Bull. Soc. Bot., de France*, 1883, p. 171.

plus externe des cellules restées intactes épaissir fortement ses membranes du côté de la blessure, prendre en un mot tous les caractères particuliers à l'assise la plus superficielle de la racine (assise pilifère).

C'est par un mécanisme analogue que la racine des Fougères se répare quand elle a été endommagée. Les cellules limitant la blessure épaississent très fortement leur paroi externe, qui s'imprègne en même temps de la substance brune connue. Mais comme cette formation est surtout développée dans la tige, c'est à ce propos que nous en parlerons plus longuement.

STÈLE (CYLINDRE CENTRAL) (1)

Péricycle. — Toujours formé d'éléments parenchymateux, le plus souvent monosériés ou bisériés, quelquefois (*Balantium antarcticum*) constitué par de larges cellules qui, tout en étant peu nombreuses, arrivent à donner à cette région de la racine une épaisseur assez grande, le péricycle offre trop peu d'intérêt pour que nous nous y arrêtions. Signalons seulement sa disparition totale ou partielle dans les racines du *Botrychium Lunaria*. Dans tous les Ophioglosses, aussi bien ceux à racines normales que ceux construits sur le type de l'*O. vulgatum*, le péricycle existe au dos des faisceaux ligneux, mais manque régulièrement en dehors des faisceaux libériens; on voit alors les tubes criblés toucher directement l'endoderme.

La très grande majorité des racines de Polypodiacées présente ordinairement la structure binaire qui est aussi celle des Ophioglosses à racines normales et du *Botrychium Lunaria*, lequel possède également des racines ternaires. Celles-ci se montrent dans les *Todea*, chez les Osmondacées, l'*Ophioglossum decipiens* G. Poir. (et chez cette plante seulement parmi les *Euophioglossum*), les *Ophioglossum pen-*

(1) P. Lachmann, *Structure et croissance de la racine des Fougères*, l. c.

dulum et *palmatum*, l'*Helminthostachys zeylanica*, les Gleichéniacées, les Hyménophyllacées, peuvent posséder dans leurs racines un nombre de faisceaux bien supérieur à 3; mais c'est dans les Marattiacées que ce nombre s'élève le plus, puisque dans les grosses racines d'*Angiopteris* on peut compter jusqu'à 15 faisceaux libériens en alternance régulière avec autant de faisceaux ligneux.

Liber (1). — M. Van Tieghem constate que, dans la racine du *Lastræa thelipteris*, le liber est formé de cellules très étroites et fort longues, à section polygonale irrégulière, à cloisons transverses horizontales, à contenu granuleux, grisâtre et azoté, à paroi lisse, blanche et brillante, s'épaississant par les progrès de l'âge. Il n'a pas réussi à y voir de ponctuations grillagées. — M. Russow signale seulement ce fait que, dans la racine du *Marsilia*, les tubes criblés arrivent jusqu'au contact des vaisseaux, mais il ne nous dit rien de la structure de ces éléments, s'ils diffèrent ou non de ceux de la tige. — M. de Bary, après avoir rappelé les traits généraux de la structure de la racine des Fougères, déclare qu'en ce qui concerne le liber, la question demande de nouvelles recherches. — M. Terletzki décrit comme il suit le liber de la racine du *Struthiopteris germanica* : « De chaque côté du bois, on trouve un arc de cellules conductrices simples (*einfache Leitzellen*), qui ont à peu près le diamètre des cellules de parenchyme qui les entourent. Sur des coupes transversales, elles se distinguent des cellules de parenchyme conducteur situées en dedans, en ce qu'elles paraissent vides et ne contiennent que quelques granulations accolées contre les parois et jaunissant par l'iode, tandis que les cellules de parenchyme sont remplies d'amidon, prenant avec l'iode une coloration bleue. Les cellules conductrices simples sont

(2) Pour la bibliographie du liber de la racine, voir surtout: Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 61 et 72. — De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 378. — Terletzki, in *Pringsheim Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. XV, p. 472. — Holle, *Die Vegetationsorgane d. Marattiaceen*, *Bot. Zeit.*, 1876, p. 215. — Kühn, *Flora*, 1889, p. 471 et 480.

très allongées, à parois minces et non lignifiées. Elles se terminent en pointe et sont dépourvues de cloisons transversales. Leurs parois longitudinales sont lisses *et on n'y voit pas de plaques criblées*. Leur contenu consiste en une couche mince de protoplasme pariétal, comme on en trouve dans les cellules criblées (*Siebzellen*) du rhizome. Dans ce protoplasme pariétal granuleux se colorant en jaune par l'iode, on trouve un certain nombre de petits corps très réfringents adhérant fortement à la paroi. Ces corpuscules présentent les mêmes réactions que ceux que l'on trouve à l'intérieur des cellules criblées du rhizome; ils se colorent en jaune par l'iode, en brun par le chlorure de zinc iodé, et se gonflent sans se dissoudre dans la potasse. Je n'ai pas trouvé de pores dans la paroi des cellules conductrices simples, ni observé de communication entre leur contenu et celui des cellules voisines; cependant il me paraît peu probable qu'elles soient absolument closes. Peut-être les filaments protoplasmiques qui traversent de l'une à l'autre sont-ils tellement ténus qu'ils échappent à l'observation. Ces cellules ne contiennent pas d'amidon. » La partie libérienne de la racine du *Pteris aquilina* présente, d'après M. Terletzki, une structure analogue.

Les auteurs qui ont étudié les Marattiacées, M. Holle, et plus récemment M. Kühn, ne donnent pas de détails sur l'arrangement des éléments libériens et la structure des tubes criblés dans la racine de ces plantes, et c'est encore dans le Mémoire de M. Van Tieghem que l'on trouve le plus de détails sur la structure du liber de la racine de l'*Angiopteris evecta* et du *Marattia lævis*. Dans la première de ces espèces « le faisceau libérien commence par un groupe de cellules étroites à parois épaisses et brillantes, à contenu sombre, et se termine en dedans par deux ou trois larges cellules munies sur les faces en contact de grandes taches ovales grises et pointillées ». Les faisceaux libériens de la racine du *Marattia lævis* sont exclusivement formés de cellules étroites sans larges cellules grillagées internes.

Mes observations sur le liber de la racine peuvent être résumées comme il suit :

1° Les faisceaux libériens sont formés de deux sortes d'éléments : des *cellules libériennes* et des *tubes criblés*.

2° Les cellules libériennes sont allongées, pourvues d'un gros noyau et d'un protoplasme abondant.

3° Les tubes criblés peuvent se rapporter à deux types : le premier caractérisé par des cloisons transverses perpendiculaires aux faces principales et ne portant qu'un seul crible (*type Courge*, Lecomte) (1); le second reconnaissable à ses cloisons transverses très obliques portant d'autant plus de cribles que leur obliquité est plus grande (*type Vigne*, Lecomte). On trouve, en outre, *sur les faces longitudinales des ponctuations isolées ou réunies en très petits groupes*, constituant rarement des cribles aussi développés que ceux des faces transverses. Le contenu de ces tubes est un liquide hyalin tenant en suspension de nombreuses sphérules réfringentes, rassemblés surtout au niveau des cribles et des ponctuations isolées (fig. 5). Il n'y a pas de noyau. La membrane est cellulosique; dans certains cas (*Cibotium Schiedei*), elle prend directement par l'iode une teinte bleu savon.

Les pores, dont l'ensemble constitue un crible et dont les parois sont assez abruptes (Ophioglosse) ou doucement inclinées (Fougères), sont, de très bonne heure, le siège du dépôt d'une substance qui, autant du moins qu'on en peut juger par des réactions colorées ou microchimiques, paraît identique à celle signalée par M. Hanstein sur les cribles des Phanérogames, où elle constitue les *cals*. Cette substance (*Callose* de M. Mangin) est de composition chimique inconnue. On la trouve bouchant les pores des cribles dans les tubes de la racine des Equisétacées, des Marsiliacées et des Fougères, mais elle manque aux Ophioglossées (*Ophioglossum*, *Botrychium*) et aux Marattiacées. Les pores se correspondant de part et d'autre de la paroi cellulaire, les bouchons

(1) H. Lecomte, *Liber des Angiospermes* (Ann. des sc. nat., Botanique, 1889, t. X.)

calleux se trouvent dans le prolongement l'un de l'autre, mais je n'ai pu voir s'ils étaient en continuité de substance ou bien s'ils étaient séparés par une membrane. Ainsi, dans ces tubes, il y a deux choses bien distinctes que M. Terletzki a confondues sous la même dénomination de « corps très réfringents adhérant fortement à la paroi »; ce sont, d'une part, ces *sphérules* qui existent dans tout le tube, mais sont surtout abondantes au niveau des cribles qu'elles viennent couvrir, rendant souvent difficile l'étude de la structure des pores; d'autre part, les *bouchons calleux* qui font corps avec la membrane et peut-être la traversent entièrement. Il y a bien des manières de distinguer ces deux productions; parmi les meilleures, on peut citer l'emploi de l'azo-violet (1). Ce réactif, qui communique aux bouchons une teinte rose vif, laisse les sphérules absolument incolores.

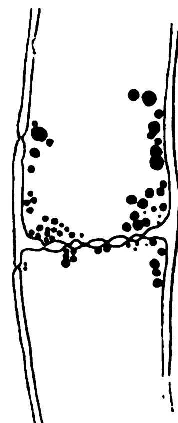


Fig. 5. — *Angiopteris evecta*. — Tube criblé de la racine, les masses noires représentent les sphénules réfringérentes (Gross. 550).

Au sujet des tubes criblés, la question la plus délicate à résoudre est celle de leur perforation. Pour les Fougères, cette question sera examinée plus loin à propos des tubes criblés de la feuille, beaucoup plus gros et par conséquent d'une étude beaucoup plus facile que ceux de la racine. Quant à ceux des Marattiacées et des Ophioglossées, je les ai étudiés avec soin et *leur perforation ne me paraît pas douteuse*. Si l'on se contente d'examiner des matériaux frais ou durcis dans l'alcool, il est impossible de décider si, oui ou non, les articles communiquent les uns avec les autres, ou plutôt il semble bien certain que les pores sont imperforés. Mais si l'on applique à ces recherches les méthodes en usage pour déceler les communications protoplasmiques intercellulaires dont il sera ques-

(1) L. Mangin, *Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane*. Comptes rendus, juillet 1890.

tion plus loin à propos de la feuille, on voit dans le fond des pores de fins canalicules établissant la communication entre deux tubes criblés et aussi entre les tubes criblés et les cellules libériennes. Nous donnons ici (fig. 6) deux figures relatives aux tubes de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum*. La première (*a*) représente un de ces tubes après l'action de la solution d'azoviolet qui ne laisse voir dans la membrane aucune trace de perforation ; la seconde (*b*) et (*c*) représente un autre tube après gonflement des membranes par l'acide sulfurique et coloration par le violet de méthyle. L'épaisseur de la membrane qui fait le fond des ponctuations s'est notablement accrue, et on la voit traversée par des stries assez grosses ; les pores qui existent sur les faces longitudinales présentent le même aspect, comme le montre le fragment (*c*) de paroi figuré ci-contre.

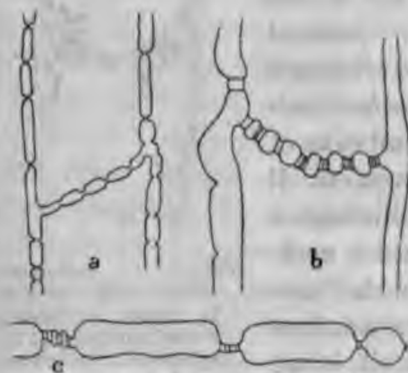


Fig. 6. — *Ophioglossum vulgatum*. — Tube criblé de la racine. — *a*, avant l'action de l'acide sulfurique ; *b*, un autre tube après gonflement et coloration ; *c*, portion de paroi longitudinale du même tube criblé montrant les cribles ouverts (Gross. 560).

Ces deux sortes de tubes criblés, que nous avons désignés par abréviation sous les noms de tubes du type Courge et tubes du type Vigne, sont très inégalement répandus dans la racine des plantes qui nous occupent. Le second type est de beaucoup le plus largement représenté ; le premier se rencontre surtout dans les racines des *Marsilia* et des *Equisetum*.

Dans la majorité des cas, on n'observe pas de grandes différences dans le diamètre des tubes criblés d'un même faisceau, suivant qu'ils occupent la partie centrale d'un arc libérien ou au contraire les extrémités. Aussi les exceptions offertes par les racines du *Balantium antarcticum* et celles de beaucoup de *Pteris*, etc., méritent-elles d'être mention-

nées ; chez ces plantes, des tubes relativement très larges se trouvent aux deux extrémités de l'arc libérien, dont la partie centrale est occupée par des éléments à section plus étroite, et dans lesquels il est souvent difficile (surtout pour la première de ces espèces) de découvrir les cribles, et de discerner les tubes criblés des cellules de parenchyme. Quant à l'arrangement à l'intérieur d'un faisceau des deux éléments constitutifs du liber, il est impossible de formuler une règle générale sur les rapports de position. Tout ce qu'on peut dire, c'est que le bord externe du faisceau libérien qui touche le péricycle est toujours occupé par des tubes criblés.

Bois (1). — M. Van Tieghem a décrit le type de structure du bois le plus répandu dans la racine des Fougères ; c'est celui dans lequel les vaisseaux sont disposés en une bande diamétrale dont les deux extrémités correspondent aux groupes de *protoxylème*, et dont la partie moyenne constitue le *deutoxylème*.

De nombreux *Polypodium*, *Pteris*, *Adiantum*, *Acrostichum*, etc., présentent cette structure dans leurs racines. Mais il convient de mentionner une autre disposition qui, au fond, est celle décrite par M. Van Tieghem, avec quelque chose de plus ; elle est réalisée dans les racines des *Goniopteris meniscioides*, du *Davallia solida*, de l'*Asplenium celtidifolium* et de beaucoup d'autres espèces appartenant à ce dernier genre, principalement celles des sections *Lastræa* et *Diplazium*. Chez ces plantes, on voit se développer sur les flancs de la large bande diamétrale provenant de la fusion des deux faisceaux ligneux d'une racine binaire, des groupes plus ou moins importants de vaisseaux (*métaxylème*), mais ces éléments qui se montrent plus ou moins près de la bande vasculaire diamétrale ne sont jamais accompagnés de ces petits vaisseaux spiralés qui caractérisent le protoxylème.

En somme, au point de vue de la structure du bois, on peut distinguer, dans la racine, deux types suivant qu'il

(1) Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 61 et suiv. — De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 378.

n'y a pas de métaxylème ou que ces éléments sont développés. Le métaxylème paraît manquer toujours aux racines de Marattiacées et d'Ophioglossées.

Laissant de côté, pour l'instant, les questions relatives à la structure des vaisseaux et à leur contenu, question sur lesquelles nous comptons prochainement revenir à propos du développement, nous ne nous arrêterons qu'aux points suivants :

1° La lignification des vaisseaux qui occupent le voisinage de l'axe est souvent incomplète et toujours tardive; il faut parfois faire des sections à une assez grande distance du sommet en voie de croissance pour trouver, dans une racine, la bande ligneuse diamétrale entièrement développée.

2° Dans des *Ophioglossum* (*Euophioglossum*) à racines normales (*O. ellipticum, decipiens*, *Bergianum*, etc.), la réunion vers le centre des deux faisceaux ligneux ne s'opère que très tard, ou même les deux faisceaux restent toujours séparés. Par contre, dans les *Euophioglossum* à racines anomales, le croissant ligneux rejeté sur l'un des côtés du cylindre central (et qui correspond à la bande diamétrale des autres racines binaires complètes) est constitué de très bonne heure. A cet égard, l'*Ophioglossum palmatum* se comporte comme les *Euophioglossum* à racines anomales, et dans cette plante on trouve assez près du sommet le centre de la racine occupé par des vaisseaux.

3° Dans les stèles de la feuille et de la tige, on observe le plus souvent à la pointe interne du bois une lacune plus ou moins développée et provenant du décollement des premiers vaisseaux formés. Dans le bois de la racine, il n'en est généralement pas ainsi, et les vaisseaux restent étroitement unis entre eux. Cependant la racine des Marattiacées fait exception à cet égard, et dans l'*Angiopteris Durvilleana*, par exemple, on peut observer cette dissociation des vaisseaux confinant au péricycle, d'où résulte une lacune très nette à la pointe externe du faisceau ligneux. Cette particularité fait défaut aux Ophioglossées (*Ophioglossum*, *Botrychium*).

Dans ces plantes, en revanche, on sait (1) qu'il subsiste autour du vaisseau une lamelle cellulosique.

Ramification dichotome de la racine d'Ophioglossum vulgatum. — M. Rostowzew (2) a le premier décrit le mode de ramification de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum* (3). D'après ce savant, le liber d'une racine se préparant à la dichotomie commence par entourer la bande ligneuse; puis le bois se divise en deux moitiés, une droite et une gauche; après quoi le liber et l'endoderme se partagent à leur tour, et deux stèles se trouvent ainsi constituées à l'intérieur du tissu cortical. Dans ces stèles, le liber entoure d'abord complètement le bois, mais bientôt le liber inférieur disparaissant, il ne reste plus entre l'endoderme et les vaisseaux qu'une couche de cellules qui représentent le péricycle.

Ce que j'ai été à même d'observer ne correspond pas tout à fait à la description donnée par le savant russe. En somme, d'après cet auteur, les deux racines provenant de la division du tronc principal sont tout d'abord caractérisées par ce fait que le liber y entoure le bois; puis, par réduction graduelle des tubes criblés sur l'un des côtés de la lame ligneuse, cette stèle prend la structure habituelle aux racines d'*Ophioglossum vulgatum*. Je n'ai rien vu de semblable, et, dès le début de la dichotomie, la racine ne possède *qu'un seul liber* et conserve toujours cette structure. La stèle qui va se diviser présente bien des tubes criblés à la face inférieure, entre le bois et l'endoderme, mais ces tubes *sont épars*, et non pas *groupés* comme dans le massif libérien normal; puis, la lame ligneuse prend la forme d'un V dont la pointe serait dirigée vers le sol et entre les branches duquel le massif libérien s'insinue peu à peu jusqu'à les séparer

(1) Russow, *Vergl. Untersuchungen*, p. 120.

(2) *Recherches sur l'Oph. vulgatum*, Særtryk af Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1891, p. 23 (74).

(3) M. Van Tieghem, *Mémoire sur la racine*, p. 108, dit bien : « Si la racine de cette plante vient à se diviser nous savons d'avance que ce sera par dichotomie et dans un plan perpendiculaire à l'axe de la tige, » mais il ne semble pas qu'il ait directement observé cette division.

entièrement. Peu après, le groupe libérien se coupe à son tour et l'endoderme, qui s'est introduit entre les deux stèles, se fendant longitudinalement, ses deux moitiés acquièrent les bandes lignifiées caractéristiques, en même temps que des bipartitions cellulaires répétées amènent la séparation des deux stèles. Ces deux stèles cheminent ainsi sur une certaine longueur en divergeant constamment et, entraînant chacune une portion d'écorce, elles apparaissent à l'extérieur sous forme de deux racines distinctes faisant entre elles un angle très aigu.

J'ai décrit précédemment (1) des racines d'*Ophioglossum vulgatum* se distinguant des racines ordinaires par une double particularité. Chez elles, le faisceau libérien inférieur est développé, et se trouve réuni au faisceau libérien supérieur par une traînée plus ou moins continue de tubes criblés passant au dos des faisceaux ligneux. Or, c'est l'aspect que présentent, d'après M. Rostowzew (2), les racines se préparant à la division, avec cette différence que, d'après cet auteur, le faisceau inférieur est réduit à « plusieurs cellules à parois minces qui ne sont pas différentes de celles du phloème », tandis que dans les racines que j'ai décrites les deux groupes libériens sont également développés. Cette structure, très remarquable en ce qu'elle se rapproche en apparence de celle de certaines tiges (3) n'est pas localisée, mais peut se poursuivre sur une longueur relativement grande. Aussi bien, les avais-je considérées comme une modification des racines ordinaires, représentant une sorte de retour à la structure binaire complète avec liber entourant le bois. Je pense aujourd'hui qu'il est plus rationnel d'admettre que ce sont des racines se préparant à la division, dans

(1) Comptes rendus, 1891.

(2) *Loc. cit.*, p. 75 (24).

(3) Il n'y a pas du tout, comme il semble au premier abord, identité de structure entre ces racines et la tige de l'Ophioglosse au-dessous de la première feuille. Dans la jeune tige, le protoxylème est central; dans la racine, il est périphérique. La jeune tige est *centroxyle* (Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2e édit., p. 763) ; la racine en question, de même que toutes les racines connues, est *périxyle* (Van Tieghem, *l. c.*).

lesquelles les processus de la dichotomie se succèdent avec lenteur, et où le premier stade est très persistant. Il se pourrait même que ce fussent des dichotomies avortées.

J'interprète ainsi cette structure, (encore que je ne l'aie jamais vue aboutir à une dichotomie), sur la foi des observations de M. Rostowzew, et parce qu'il me semble beaucoup plus logique de la considérer comme le début un peu différent d'un phénomène dont un autre observateur a vu la fin, que comme un retour à une structure binaire normale qui n'a peut-être jamais existé.

La pensée d'assimiler ces racines à deux libers aux racines normales ne me serait probablement pas venue, si je n'avais cru reconnaître ailleurs des modifications analogues. L'étude comparative des autres espèces d'Ophioglosses semblait me montrer que pour une même plante, dans la racine, le nombre des faisceaux libériens n'était pas rigoureusement fixe, et que des racines à un seul liber pouvaient très bien réaliser parfois la structure binaire normale et même la structure ternaire. Quant au passage du liber au dos du bois, rencontrant cette structure sans dichotomie dans deux espèces (1) (je n'avais pas alors étendu mes recherches à la grande majorité des espèces d'*Ophioglossum*, comme je l'ai fait depuis), sa présence dans l'*O. vulgatum* ne me paraissait pas surprenante. Les arguments tirés de l'anatomie comparée n'ont, dans le cas présent, aucune valeur démonstrative, ou, pour mieux dire, ils n'existent pas.

J'avais cru, en effet, trouver sur une plante du Mexique, distribuée par Bourgeau sous le numéro 3073, des racines dont les unes avaient la structure de celles de l'*Ophioglossum vulgatum*, tandis que les autres étaient binaires, d'autres encore à trois faisceaux libériens alternant avec trois faisceaux ligneux. La plante dont la détermination est due à Eug. Fournier, portait l'étiquette : *O. reticulatum*. Or, sous le même numéro, figurent deux espèces dont les racines

(1) *Oph. decipiens*, *O. palmatum*.

avaient été mêlées, et dont les unes, anomales, appartenaient bien à un *Ophiogl. reticulatum*, tandis que les autres, normales binaires ou ternaires, provenaient d'une plante non encore décrite, l'*Oph. decipiens* G. Poirault (1). Il n'y a, jusqu'à preuve du contraire, aucune raison d'admettre qu'une espèce possédant des racines anomales en puisse produire de normales.

Au demeurant, mes premières observations sur ces singulières racines d'*Ophioglossum vulgatum* étaient et restent exactes; l'interprétation seule doit en être modifiée. Ce sont très probablement des racines se préparant à la division et dans lesquelles le premier stade persiste.

Maintenant nous avons vu que, d'après M. Rostowzew, la racine issue de la dichotomie conserve quelque temps son anneau libérien continu; puis, peu à peu, par réduction du liber inférieur, la structure ordinaire apparaît. D'après ce que j'ai vu, il n'est pas douteux qu'il en puisse être autrement et que la racine dichotome n'ait, dès l'origine, qu'un seul faisceau libérien. Il semble donc, en dernière analyse, que les modifications de structure accompagnant la ramification ne soient pas toujours rigoureusement identiques, comme si dans ces dichotomies, *très rares* en somme, — et c'est pour cela que j'ai insisté sur les détails — les changements de structure corrélatifs d'une modification morphologique extérieure perdaient de la constance qui les

(1). *Ophioglossum decipiens* G. Poir. Rhizomate cylindrico, radicibus haud numerosis (more *O vulgati*) sæpe nigricantibus, aliquando gemmiparis; Foliis binis; petiolo epi vel breviter hypogæo; pedunculo e basi laminæ oriundo; lamina regulariter elliptica distincte apiculata; non ultra medium vitta pallida percursa, subtus pallidiore; nervis intrantibus 7-9; mediano sæpius paulo validiore, flexuoso, usque ad apicem distincto, unum vel duos laterales tandem in rete dissolutos emittente; lateralibus (id est nervi qui non e mediano sed e lateralibus fasciculis petioli oriuntur) sensim divergentibus marginem in rete dissolutis petentibus; venis basalibus porrectis, reliquis subporrectis seu transversis; venulis versus marginem copiosis conjunctivis liberisque, sæpe in rete inclusum anastomosantibus; pedunculo laminam duplo superante; sporangiis 15-35 jugis, apice brevi acuto; sporis 40-45 μ latæ, areolis, subrotundis, striis non elevatis.

Hab : « Borrego, région d'Orizaba » Cl. Bourgeau septembro 1866 legit (Herbier de la commission scientifique du Mexique n° 3073).

caractérise dans les phénomènes qui se répètent avec régularité. Dans ces formations exceptionnelles, qu'un tissu comme le tissu criblé se montre en des points où il ne préexistait pas ou qu'il n'apparaisse pas, le but final, c'est-à-dire la scission de la racine n'en sera pas moins atteint.

Des racines gemmipares. — On sait que certaines plantes produisent, sur leurs racines jeunes, des bourgeons qui se développent en autant de tiges adventives (1).

Pour les Fougères, l'un des exemples les plus anciennement connus est celui du *Platycerium Wallichii* observé par M. Sachs, et décrit depuis avec beaucoup de détails par M. Rostowzew (2). De son côté, M. Lachmann (3) avait déjà signalé la gemmiparité des racines d'*Asplenium esculentum*. Pour les détails de cette transformation, dont nous n'indiquerons ici que les traits principaux, le lecteur devra se reporter au Mémoire de M. Rostowzew.

Les pieds dont les racines présentent semblable transformation ne portent pas de feuilles fertiles. Les bourgeons y naissent tantôt à l'extrémité d'une racine principale, tantôt à la place d'une racine latérale.

Le phénomène consiste essentiellement en ce que la cellule terminale de la racine se transformant en cellule terminale de tige, l'axe de la nouvelle tige vient se placer dans l'axe de la racine. Le produit du cloisonnement de cette cellule terminale est d'abord un méristème, où il est assez difficile de reconnaître une limite entre l'écorce et le cylindre central; ce méristème s'organise bientôt et donne au centre des vaisseaux entourés par un anneau de tubes criblés, un péricycle, un endoderme et une écorce à la périphérie. A la surface apparaissent des poils capités secréteurs protégeant

(1) Le lecteur trouvera de nombreuses indications bibliographiques relativement à la gemmiparité des racines chez les Phanérogames, dans les Mémoires de M. Beyerinck (*Beobachtungen u. Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln*. Amsterdam, 1886. p. 17), et de M. Rostowzew, *Beiträge z. Kenntniss de Gefässkryptogamen, Flora*, 1890, p. 155.

(2) *Loc. cit.*, p. 159.

(3) *Contribution à l'histoire naturelle de la racine des Fougères* (*Bull. de la Soc. bot. de Lyon*, 1889, p. 139 du tirage à part).

le jeune bourgeon et aussi des poils écailleux. La première feuille apparaît bientôt ; et, en même temps qu'elle, souvent avant elle, la première racine.

Cette formation de bourgeons se produit sur des racines de tout âge, aussi bien sur des racines âgées que sur des racines latérales encore incluses dans l'écorce. Du moins, les bourgeons nés sur des racines correspondant exactement par leur position à des racines latérales, on peut les considérer comme résultant de la transformation directe de celles-ci.

J'ai eu occasion d'observer à plusieurs reprises des bourgeons nés à l'extrémité des racines dans l'*Asplenium cultrifolium*; mais je ne saurais dire, n'ayant pas suivi la gemmation, si les choses se passent comme pour le *Platycerium*, et je me contente de signaler le fait de la production de bourgeons par les racines de cette plante.

De toutes les plantes cryptogames à racines gemmipares, la plus connue est certainement l'*Ophioglossum vulgatum* (1). D'après M. Van Tieghem (2), cette gemmation radicale s'opérerait de deux manières distinctes : tantôt ce serait le cône végétatif de la racine qui formerait une tige, comme nous venons de le rappeler pour le *Platycerium*; tantôt un point quelconque de la racine donnerait un bourgeon qui se développerait plus tard. M. Beyerinck (3) ne parle pas de ce deuxième mode de bourgeonnement, mais il admet, avec M. Van Tieghem, que les bourgeons formés à l'extrémité des racines résultent de la transformation pure et simple d'un sommet de racine en sommet de tige feuillée.

Cette opinion d'après laquelle, dans l'Ophioglosse, la tige et les feuilles sont produites par le mamelon radiculaire terminal transformé, ne se trouve confirmée ni par les recherches de M. Rostowzew, ni par les miennes, de très

(1) Newmann, *British Ferns*, 1844, cité par Duval Jouve, in *Etudes sur les pétioles des Fougères*, Haguenau, 1862. — Stenzel, *Stamm und Wurzel von Ophioglossum vulgatum* (*Nova Acta Nat. Cur.*, t. XXVI, 1857).

(2) *Mémoire sur la racine*, p. 111.

(3) Beyerinck, *loc. cit.*, p.18.

peu postérieures à celles du botaniste russe. Le bourgeon se forme *tout près de l'extrémité*; mais, même quand il est assez développé, on peut s'assurer, par une coupe longitudinale, qu'il constitue une production *latérale* et que la racine, *qui ne perd jamais sa coiffe*, continue sa marche. Ce que M. Van Tieghem a pris pour le cône de la racine relevé vers le ciel, n'est autre chose que la première feuille qui bientôt perce l'écorce pour faire saillie au dehors.

Un des plus grands obstacles à l'étude des premiers états de cette gemmation n'est pas tant l'exécution des coupes que l'obtention de matériaux convenables. Si toutes les racines étaient gemmipares, le travail serait bien facilité; mais il est loin d'en être ainsi, du moins dans les conditions ordinaires; et même en bornant son examen à la racine qui a déjà produit plusieurs bourgeons, et qui est presque toujours plus volumineuse que les autres; il en faut déterrer un très grand nombre pour avoir la série du développement. Aussi vais-je indiquer un moyen d'obtenir en aussi grande quantité qu'on le voudra de bons matériaux d'étude (1). Pour cela, il suffit de couper les racines à quelques centimètres de leur extrémité, aussi bien celles qui ont déjà bourgeonné que les autres qui, d'ordinaire, ne bourgeonnent pas et de les conserver dans la terre humide, ou mieux dans l'eau, à la température du laboratoire, pour les voir au bout de quelques semaines former près de leur extrémité des bourgeons dont il est facile de suivre toutes les phases du développement. En conservant des pieds entiers portant encore les extrémités de leurs racines intactes, on n'obtient le plus souvent rien de semblable, l'activité végétative se portant alors sur le bourgeon de la tige, qui développe ses feuilles préformées et en produit de nouvelles; cependant, j'ai eu deux bourgeons formés dans ces conditions. Pour avoir des bourgeons à l'extrémité de racines encore atta-

(1) J'adresse à M. Boudier, le savant mycologue de Montmorency, l'expression de mon affectueuse gratitude pour les services qu'il m'a rendus dans mes recherches sur l'*Ophioglossum vulgatum*.

chées à la tige, il est presque toujours nécessaire de couper le sommet de cette tige.

On peut ainsi suivre sans peine les diverses phases de la gemmation, dont nous indiquerons rapidement les apparences extérieures. L'extrémité de la racine prend d'abord une teinte jaune paille clair et se gonfle très légèrement; puis le sommet primitivement conique se renfle en une sphère qui se laisse bientôt décomposer en une partie supérieure plus volumineuse qui correspond à la première feuille et une partie inférieure qui est le prolongement de la racine-mère, réfractée par suite du développement du bourgeon (fig. 7). De très bonne heure, toute cette extrémité renflée prend une teinte vert d'eau, par suite du développement de chlorophylle. Il va sans dire que, suivant les conditions de température, cette gemmation est plus ou moins rapide; il est donc impossible de fixer le temps nécessaire à l'achèvement des bourgeons; je dirai seulement qu'en été, deux mois ou deux mois et demi après la section des racines, on peut avoir de jeunes bourgeons dont la première feuille, roulée en cornet, a déjà crevé l'écorce et commencé à s'étaler à l'extérieur.



Fig. 7. — *Ophioglossum vulgatum*. — Divers stades de développement du bourgeon.

C'est donc à l'extrémité même de la racine, sous la coiffe, qu'il faut aller chercher la première ébauche des bourgeons, et sur ce point les résultats de mes recherches concordent avec ceux de M. Rostowzew (1). La racine croît par une

(1) *Loc. cit.*, p. 64 (13).

cellule terminale à trois faces donnant trois séries de segments. Cette cellule terminale est assez grande quand on l'examine au début de la période de cloisonnement, mais comme d'une part sa segmentation est très lente et que, d'autre part, ses segments croissent plus vite qu'elle, elle n'est pas toujours très facile à distinguer. Cependant, dans la majorité des cas, il est impossible de douter de son existence. Chaque segment se divise d'abord par une cloison courbe, invisible comme de raison sur des coupes longitudinales; puis, par une autre cloison parallèle à la surface de la racine, le segment se trouve partagé en deux cellules, l'une interne, l'autre externe.

C'est aux dépens de la *partie externe* d'un segment que la jeune tige se développe. Pour cela, ce segment se divise en deux étages superposés, dont le supérieur (c'est-à-dire celui qui se trouve le plus près de la cellule terminale de la racine) se transforme par trois cloisons inclinées successives, en une cellule terminale de tige, tandis que l'étage inférieur donne la première feuille. Celle-ci s'accroît ensuite très rapidement, enveloppée qu'elle est par l'écorce en arrière, la coiffe en avant. En même temps, la segmentation reprenant dans la cellule-mère de la racine, cette racine un moment réfractée, — par suite du développement de la première feuille, puis des divisions de la cellule apicale de la tige qui ont donné la seconde feuille dont l'ébauche est visible de très bonne heure —, reprend sa marche horizontale (1), au fur et à mesure que le bourgeon, dont l'axe, très oblique, d'abord dirigé en avant, prend une position verticale.

A propos du changement de direction de la racine-mère, je dois noter que si le plus souvent cette racine, un moment réfractée, se redresse pour reprendre sa course horizontale, il est des cas où elle demeure réfractée et pique plus ou moins verticalement dans le sol; les tiges qu'elle porte alors

(1) Pour les détails je renverrai le lecteur au Mémoire de M. Rostowzew.

se redressant en vertu de leur géotropisme négatif, ne lui sont plus perpendiculaires, mais viennent se coucher sur elle, et lorsque sa cellule terminale avorte après avoir produit latéralement le dernier bourgeon, ce bourgeon dont l'axe s'est relevé, paraît provenir de la transformation directe du cône végétatif radiculaire.

Ainsi, au point de vue de l'origine du bourgeon dans les racines gemmipares, nous devons distinguer deux cas suivant que c'est la *cellule apicale* de la racine qui changeant de destination construit une tige dans le prolongement même de la racine primitive (*Platycerium*, *Asplenium esculentum*), ou bien que ce développement s'effectue aux dépens d'un segment *latéral* de la cellule-mère de la racine (Ophioglosse).

Le bourgeonnement dont il a été question jusqu'ici, ne se produit d'ordinaire que lorsque la racine a atteint une certaine longueur. Toutefois, M. Rostowzew a signalé un cas d'accélération de la gemmation qui présente beaucoup d'intérêt. La racine née à l'intérieur de la tige produisant son premier bourgeon au moment de sa sortie de l'écorce, ce bourgeon accolé à la tige paraît une ramification de celle-ci. Le phénomène se répétant à des hauteurs différentes, une même tige peut porter sur ses flancs plusieurs bourgeons qui, en somme, n'ont rien à voir avec elle, qui ne la touchent que par accident, et ne diffèrent des bourgeons radiculaires normaux que par leur précocité. Mais il n'en est pas toujours ainsi, et la gemmation n'est pas nécessairement liée à la production des racines. Des bourgeons adventifs peuvent se produire non seulement près de l'extrémité radiculaire, mais encore à une grande distance du sommet sur des morceaux de tiges coupées et sur des fragments de racines très âgées. C'est ce que nous voudrions établir.

Si l'on coupe une racine d'Ophioglosse et qu'on la conserve quelque temps dans l'air humide, dans la terre ou dans l'eau, on voit se former des bourgeons qui en quelques mois émettent une feuille de 4 à 5 millimètres de longueur. M. Van

Tieghem (1) a vu également des bourgeons apparaître sur des racines anciennement brisées à 1 centimètre environ de la cassure, toutefois ce savant botaniste ne dit pas si ces racines étaient encore attachées à la tige ou si elles en étaient séparées ; il est probable que ces fragments étaient détachés, car

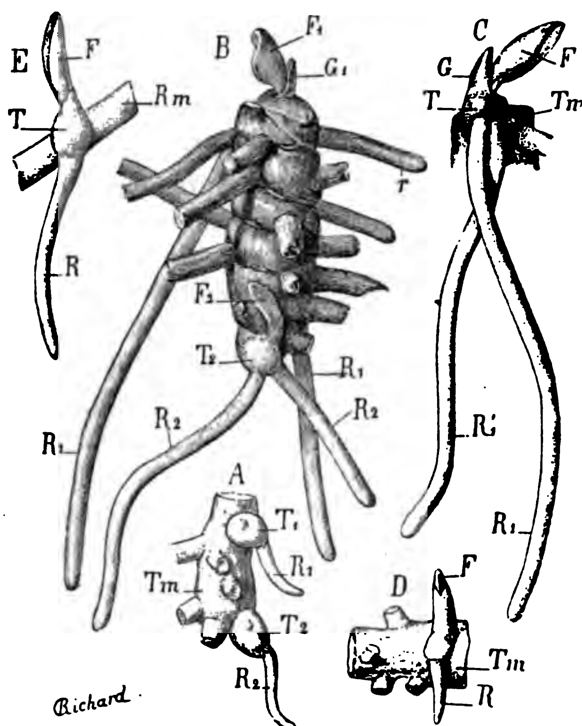


Fig. 8. — *Ophioglossum vulgatum.* — Formation de bourgeons sur des fragments détachés de tiges et de racines.

j'ai obtenu artificiellement quantité de ces bourgeons adventifs et n'en ai jamais observé un seul développé sur une racine tenant encore à la tige. En pareil cas, si le sommet de la tige est intact, il ne se forme pas de bourgeon ; si le sommet a été brisé, les bourgeons apparaissent sur la tige et non sur les racines y attenant. D'autre part, d'après M. Van Tieghem,

(1) *Mémoire sur la racine*, p. 114.

le mamelon caulinaire adventif produirait quatre racines avant de développer une feuille, mais c'est là certainement une anomalie très rare, car j'ai toujours vu ces bourgeons émettre d'abord une racine et, presque à l'opposite, une petite feuille roulée en cornet. Beaucoup plus rarement il se fait deux racines, puis une feuille.

L'étude anatomique de ces formations montre qu'elles sont d'origine endogène et qu'elles ne contractent pas de liaison avec le système conducteur de la racine. On sait d'ailleurs que les bourgeons développés sur des fragment de feuilles de diverses Phanérogames, et que ceux formés normalement sur les racines de beaucoup de Podostémacées conservent la même indépendance. Tandis que, dans l'Ophioglosse, les bourgeons d'origine subterminale sont toujours, ou presque toujours, insérés à la partie supérieure de la stèle, c'est-à-dire du côté correspondant au liber, ces bourgeons adventifs formés ultérieurement sont diversement orientés, s'attachant tantôt du côté du bois, tantôt du côté du liber, tantôt dans une position intermédiaire.

Des fragments de tiges d'Ophioglosse, traités comme nous venons de le dire pour la racine, développent également au bout d'un temps assez court des bourgeons adventifs qui s'attachent tantôt sur les flancs de la tige, tantôt vers la surface de la section sur laquelle ils paraissent insérés (fig. 8, B, C.) L'orientation de ces bourgeons n'est pas fixe; ils peuvent avoir la même direction que la tige-mère, ou former avec elle un angle de 90° (fig. 8, B, D). Ces bourgeons apparaissent à l'extérieur sous la forme d'une protubérance d'un jaune clair, d'où ne tarde pas à sortir une racine (A); au bout d'un certain temps, la surface de ce tubercule se fend pour donner passage, dans une direction opposée à celle de la racine, à un corps conique qui est la jeune feuille.

On le voit, si dans la majorité des cas les bourgeons se forment sur l'extrémité très jeune de la racine, ils peuvent également se produire aux dépens de fragments de tiges et de racines déjà âgés, et sont, dans tous les cas, d'origine endogène.

L'extrémité radiculaire est le point où ils se forment le plus facilement; tant qu'il reste sur une tige une racine à sommet intact, c'est à ce sommet que le bourgeonnement se montre. Si ce sommet a été brisé, et que le point végétatif de la tige soit resté intact, c'est sur ce point que se concentre toute l'activité, il ne se fait pas de bourgeons latéraux, lesquels ne se montrent que lorsque le sommet de la tige a été détruit. Enfin on peut admettre que, dans la très grande majorité des cas, les bourgeons ne se forment sur les racines que lorsque celles-ci ont été complètement détachées de la tige qui les porte.

L'observation de M. Rostowzew mentionnée précédemment offre le plus grand intérêt, non seulement en ce qu'elle montre l'accélération du bourgeonnement, et la racine produisant dès qu'elle le peut, c'est-à-dire dès sa sortie de l'écorce, une tige nouvelle pour réparer l'ancienne brisée, mais encore parce qu'elle nous apprend qu'une racine peut se former assez loin du point végétatif de la tige, fait absolument inconnu jusqu'ici chez les Filicinées. On sait, en effet, que chez les Fougères les racines apparaissent de très bonne heure très près de l'extrémité en voie de croissance et que plus tard dans les parties âgées il ne se fait pas de racines adventives. Les racines des Cyathéacées peuvent tarder beaucoup à apparaître à l'extérieur, mais elles n'en ont pas moins leur origine au point végétatif : ce sont des racines dormantes, voilà tout. Pour l'Ophioglosse, il n'y a rien de semblable; du moins je n'ai jamais trouvé pour ma part de ces racines dans l'intérieur de l'écorce. Lorsque, sur une tige dont le sommet a été détruit, les bourgeons apparaissent très près du sommet primitif, on peut admettre qu'il est resté là des racines préformées et que ce sont elles qui ont donné naissance aux bourgeons ; mais quand la formation se produit vers le milieu de la tige, si ce bourgeon est en relation avec un sommet de racine, il faut nécessairement que cette racine se soit produite dans une écorce déjà ancienne. L'origine de ces racines serait intéressante à connaître.

La formation des bourgeons n'est pas *nécessairement* liée au développement des racines, nous l'avons montré tout à l'heure. La *dichotomie* de la tige n'a pas toujours l'origine que lui assigne M. Rostowzew, qui ne veut voir que de fausses dichotomies ; il y en a aussi de véritables.

Stenzel, Duval-Jouve et M. Luerssen (1) rapportent que la tige de l'*Ophioglossum vulgatum* peut se ramifier ; mais ces auteurs ne donnent aucun détail sur le mode de ramification. Dans son mémoire sur la racine (2), M. Van Tieghem parle incidemment de cette ramification. Il a vu, dit-il, plusieurs fois, deux tiges de même force insérées par un tronc commun à l'extrémité d'une racine génératrice et provenant de la bifurcation du bourgeon primitif, comme c'est le cas pour les Lycopodinées. Depuis, M. Rostowzew étudiant à nouveau le mode de ramification, arrive à cette conclusion qu'il ne s'agit pas ici de dichotomies du point végétatif, mais que ces bourgeons ainsi accolés à la tige mère, — dans un cas l'auteur en a vu trois sur la même tige —, ont la même origine que ceux formés normalement au voisinage de l'extrémité radiculaire, comme nous l'avons dit plus haut. Le bourgeonnement se produisant au moment où la racine sort de l'écorce de la tige; il semble qu'on ait affaire ici à un vrai bourgeon latéral.

La ramification de la tige de l'Ophioglosse n'a pas exclusivement cette origine, et pour être *fort rare* la dichotomie du point végétatif, déjà indiquée par M. Van Tieghem, n'en est pas moins réelle : c'est ce que je voudrais établir.

Les raisons sur lesquelles M. Rostowzew appuie la conclusion que nous venons de rapporter sont absolument inattaquables.

(1) Stenzel, *Stamm. u. Wurzel von Ophioglossum vulgatum* (*Nova Acta Cur.* t. XXVI, p. 771. — Duval-Jouve, *Etudes sur les pétioles des Fougères.* Haguenau, 1856-1861, p. 23. — Luerssen, *Rabenhorst Kryptogamen-Flora*, III, p. 542, cités par M. Rostowzew, in *Recherches sur l'Ophioglossum vulgatum*, in *Overs. over. D. K. D. Vidensk. Selsk. Forh.*, 1891, p. 74 (23).

(2) Van Tieghem, *Mémoire sur la racine* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XIII, p. 114.

Il a vu en effet, et figure à la planche I (fig. 8) de son Mémoire, un bourgeon accolé à la tige-mère, mais la section transversale (figure 4, planche II, ne laisse pas de doute à l'égard de la valeur de ce bourgeon. On voit très bien qu'il est situé sur le trajet d'une racine qui a pris naissance dans l'écorce de la tige. Durant son trajet intracortical cette racine est très reconnaissable à son endoderme. Cette couche cesse d'être différenciée à la base du bourgeon pour reprendre son caractère habituel dans la partie libre de la racine. La

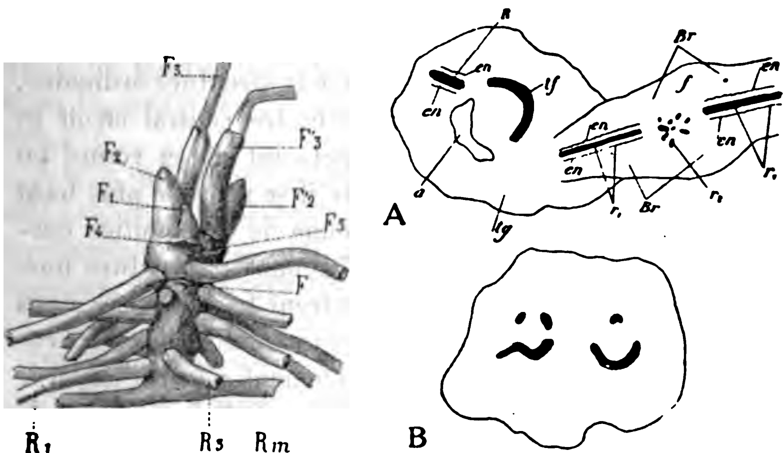


Fig. 9. — *Ophioglossum vulgatum.* — Tige dichotome.

Fig. 10. — *Ophioglossum vulgatum.* — A, coupe transversale de tige, *tg* : on voit une racine *r*, ayant produit un bourgeon *Br*, dès sa sortie de l'écorce (d'après M. Rostowzew); B, coupe transversale de la tige dichotome fig. 9.

racine a un trajet rectiligne, le bourgeon est, à n'en pas douter, inséré sur elle. Etant donné qu'on n'a jamais vu un bourgeon naître sur une racine dont la pointe a été brisée, — du moins tant que cette racine est attachée à la tige —, on est en droit d'admettre que le bourgeon est développé, comme d'ordinaire, aux dépens de la partie externe d'un segment détaché dans la cellule-mère de la racine, et que le bourgeonnement s'est produit au moment où la racine est sortie de l'écorce de la tige. D'autre part, M. Rostowzew n'a jamais

observé ces bourgeons que sur des tiges dont *le sommet avait été brisé*. Les conditions dans lesquelles nous avons observé la ramification dichotome de la tige sont bien différentes. Le sommet était parfaitement intact. Il est vrai que si cette destruction eût été ancienne, et que deux bourgeons se fussent formés près de l'ancien sommet suivant le mode décrit par le savant russe, il se pourrait que, par les progrès du développement ces bourgeons venant à se toucher simulent ainsi une dichotomie véritable. Mais l'étude des coupes transversales successives de la tige permettrait bien de trouver la trace de l'ancienne blessure, et l'on ne découvre rien qui y ressemble. La tige présente à sa base la structure ordinaire, c'est-à-dire qu'elle débute par un cylindre central étroit et sans moelle. Ce cylindre va s'élargissant et se rompt au départ de la première feuille, mais il se referme plus haut pour se rouvrir à nouveau, et chacune de ses moitiés correspond à une tige, présentant chacune la structure normale. Les coupes transversales montrent très bien ces deux systèmes de faisceaux cheminant côte à côte dans l'écorce commune puis divergeant insensiblement pour se séparer plus haut. Il suffit de rapprocher, comme je le fais ici (fig. 10), la figure donnée par M. Rostowzew d'une section transversale de l'unique tige dichotome, pour être persuadé qu'il s'agit dans les deux cas de choses bien différentes.

CHAPITRE II.

LA TIGE.

Si l'on examine l'ensemble des plantes qui constituent l'ordre des Fougères, on est frappé avant tout de la puissance de développement des feuilles, à côté desquelles la tige passe, pour ainsi dire, inaperçue (1). C'est que, sauf les Cya-

(1) Il y a toujours une différenciation en tige et feuille, même chez les Hyménophyllacées. M. Beyerinck avait signalé l'existence d'Hyménophyl-

théacées, dont les *troncs* élancés tout couverts de racines adventives disparaissent parfois sous les Orchidées épiphytes et sous d'autres Fougères plus humbles, et qui élèvent jusqu'à 15 mètres de hauteur une élégante couronne de feuilles, sauf certains *Lomaria*, *Diplazium*, etc., qui ont en raccourci, le port des Cyathéacées, les tiges dressées et ligneuses sont assez rares. Dans un nombre considérable de genres, on ne voit sortir de terre que les pétioles roulés en crosse dans le jeune âge, et la tige est réduite à une *souche* plus ou moins apparente, recouverte par les jeunes feuilles que protège dans leur développement un épais feutrage de poils et d'écailles retenant l'humidité et favorisant ainsi la sortie des racines qui apparaissent très près du sommet.

Ailleurs (nombreux *Aspidium*, *Asplenium*, *Acrostichum*, *Davallia solida*, etc.), la tige est un *rhizome oblique* s'élevant très peu au-dessus du sol, ou un rhizome couché rampant au milieu des mousses, dans les creux de rochers humides, ou bien végétant en épiphyte appliqué aux arbres dans les forêts tropicales (Hyménophyllacées, *Monogramme*, nombreux *Polypodium*, *Acrostichum*, *Aspidium*, *Davallia* etc.). Parfois ces rhizomes disparaissent sous un épais revêtement pileux qui les protège contre la dessiccation (*Polypodium quercifolium*), mais ailleurs ils sont presque nus, ou ne portent que de rares écailles, qui n'interceptant pas la lumière, permettent le développement de la chlorophylle dans les parties superficielles, lesquelles prennent alors une teinte verte, teinte qu'une mince couche de cire produite à leur surface fait souvent passer au glauque ou même au blanc (*Polyp. bipinnatifidum*, *sinuosum*, *patelliferum*, etc.). Cette dernière plante, décrite par M. Burck dans le quatrième volume des *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, forme à la surface des arbres de larges croûtes résultant de l'enchevêtrement de ses rhizomes très aplatis d'un vert pâle. Ces rhizomes sont habités par des fourmis

lacées à thalle non différencié, comme celui de diverses Hépatiques; c'est une erreur déjà relevée par M. Giesenhagen.

très voisines sinon identiques à celles qui vivent dans les *Myrmecodia*. Les galeries occupées par ces insectes proviennent de la résorption d'un tissu aquifère très développé, qui ne se dessèche que dans les parties âgées, et reste intact dans les parties jeunes. Elles ne communiquent pas seulement avec l'extérieur par la partie postérieure du rhizome; les fourmis pratiquent des ouvertures sur les côtés et à la partie inférieure, beaucoup plus rarement à la face supérieure de la tige. Le *Polypodium sinuosum* présente des particularités analogues. — Ces espèces, de même que beaucoup d'autres appartenant aux genres *Polypodium* et *Acrostichum*, montrent très nettement une différenciation en face dorsale libre et face ventrale appliquée au substratum. Dans l'*Acrostichum variabile* et l'*A. sorbifolium*, cette sole ventrale sur laquelle rampe la tige et où s'attachent les racines, est toute couverte d'un tomentum noirâtre, qui n'est autre chose qu'une agglomération de poils absorbants présentant la structure des poils radicaux; mais ailleurs les racines sont ventrales latérales, et la sole ne porte aucun revêtement pileux. Ces rhizomes dont une face est plane ne sont pas rares chez les Fougères, mais les rhizomes à section elliptique et surtout ceux à section circulaire sont de beaucoup les plus répandus.

Le *Pteris aquilina* nous offre le type d'une troisième catégorie de rhizomes, celle des *rhizomes profonds*, plus ou moins enfoncés dans le sol et chez lesquels le revêtement pileux est bien moins abondant que dans les espèces épiphytes. Ces rhizomes sont particulièrement fréquents dans les genres *Pteris*, *Adiantum*, *Lindsaya*.

Les *rhizomes aphylles* des *Nephrolepis* sont connus depuis longtemps; leur nature morphologique a été démontrée par M. Lachmann. Ce sont bien des tiges, puisqu'ils ont un épiderme différencié, sont dépourvus de coiffe, et que, d'autre part, ils peuvent se renfler, produire des feuilles et reprendre ensuite leur caractère aphylle. Sans doute devons-nous placer à côté d'eux ces *rameaux radiciformes* décrits par

M. Giesenhagen dans certains *Hemiphlebium*, et qui, selon les cas, sont totalement dépourvus à la fois de coiffe et de feuilles (*Trichomanes membranaceum*), ou bien portent des sortes d'ébauches de feuilles susceptibles de se développer dans des conditions déterminées.

Le revêtement pileux des rhizomes de Fougères est principalement constitué par des *écailles* (*paleæ*) (1). Ce sont de minces lames cellulaires attachées à la tige par un pédicule de longueur variable, qui viennent s'appliquer plus ou moins à la surface de l'épiderme. Parfois incolores (beaucoup de Davalliées, etc.), ces écailles ont le plus souvent une teinte fauve, brune ou noire. L'étude microscopique montre qu'elles sont formées, dans la majorité des cas, d'une seule assise de cellules plates, allongées, à cloisons radiales onduleuses. La coloration résulte de l'imprégnation des membranes par cette substance de composition chimique inconnue, qui donne aux parois cellulaires de la racine la couleur brunâtre mentionnée plus haut, et qui se présente dans les tissus de la tige et de la feuille avec les mêmes caractères. Cette substance peut quelquefois imprégner légèrement la membrane dans toute son étendue, mais, pour l'ordinaire, la coloration est localisée à un épaississement de la paroi, principalement de la paroi radiale. Nombre de *Polypodium*, d'*Asplenium*, d'*Aspidium* montrent cet épaississement réduit à une simple baguette de section circulaire n'occupant qu'une partie de la cloison ; en pareil cas les faces inférieures et supérieures restent minces. Mais ailleurs (*Drymoglossum*, *Polypodium*), c'est la face externe qui porte des épaississements en fer à cheval, qui descendent en s'atténuant plus ou moins sur les faces radiales. Cette disposition semble bien en rapport avec le rôle protecteur de ces écailles; on voit en effet que celles qui présentent ce mode d'épaissis-

(1) M. Gœbeler, *Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne* (Flora, 1886, p. 454). — Bachmann, *Untersuchungen über die systematische Bedeutung der Schildhaare* (Flora, 69, p. 397-398). Beaucoup de *Pleopeltis* ont des écailles formées de plusieurs assises, sauf sur les bords où il n'y en a qu'une seule.

sement externe sont presque sessiles, et s'attachent à la tige par une base de cellules scléreuses également colorées en brun ou en jaune; l'écaille peu élastique ne se relève pas comme le font celles à parois minces qui sont le plus souvent nettement pédonculées, mais vient presque s'appliquer sur l'épiderme, ou n'en est séparée que par un très petit intervalle.

Ailleurs ces écailles doivent seconder très utilement les racines dans leur rôle d'absorption de l'eau. Dans beaucoup de Gleichéniacées où les écailles ont leurs parois minces, on voit qu'elles tiennent à la tige par un massif de cellules lignifiées à parois très largement ponctuées, dispositions éminemment favorables au passage dans l'écorce de l'eau absorbée dans le sol. Dans le *Polypodium lepidotum* Willd., le rôle absorbant des écailles semble bien ressortir d'une autre structure. La plupart des cellules qui constituent l'écaille et qui portent sur leurs faces radiales les épaississements colorés en brun dont il a été question plus haut, ont leurs faces externes tout à fait planes, mais vers la partie centrale de l'écaille on voit des cellules pousser des prolongements papilleux, souvent aussi longs que le diamètre transverse de l'écaille, et qui ont tous les caractères des poils développés sur les racines.

Les poils tubuleux continus semblables aux poils radicaux ne sont pas très rares chez les Hymenophyllacées (1); ils le sont infiniment plus, à ce qu'il semble, chez les Polypodiacées. Mettenius (2) avait déjà signalé leur présence dans l'*Acrostichum axillare;* j'ai déjà dit les avoir observés dans deux autres Acrostichacées à sole ventrale (*Acrost. variabile* et *sorbifolium*); mais ils sont particulièrement développés dans la première de ces espèces. Notons, pour terminer, que dans le *Vittaria* des poils semblables à ceux des racines se trouvent sur la tige, mêlés aux poils écailleux. Je reviendrai sur les poils des Fougères dans une prochaine note relative à

(1) K. Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.
(2) Mettenius, *Hymenophyllaceen*, p. 411.

l'appareil sécréteur de ces végétaux. En effet, ces écailles dont la forme est très variable (1), orbiculaire, peltée, hastée, lancéolée, etc., portent parfois latéralement des prolongements glanduleux sécrétant de la résine ou du mucilage (2). Nous retrouverons, d'ailleurs, ces écailles dans la feuille, où elles se montrent sur le pétiole et sur le limbe, mais elles ne se présentent pas toujours avec les mêmes caractères: et, pour ne prendre qu'un exemple dans les Acrostichées, qui sont de toutes les Polypodiacées les plantes présentant au point de vue des écailles la plus grande différenciation, nous dirons que si l'on peut observer les mêmes écailles à la fois sur le pétiole et le rhizome (*Acr. Hartwegi*), il arrive parfois (*Acrostichum splendens* Bory, *A. ramosissimum* Fée, etc.) que ce sont au contraire les écailles du limbe qui ressemblent à celles du rhizome, tandis que celles du pétiole en diffèrent. Bien plus, un rhizome peut avoir des écailles dimorphes, les unes portant, par exemple, des flagellum latéraux plus ou moins longs, tandis que d'autres en sont dépourvues.

Dans les *Marattia* et les *Angiopteris*, la tige dressée, très courte, épaisse, forme un corps tuberculeux en partie caché dans le sol, et dont la surface est tout entière recouverte par les feuilles. Dans les *Kaulfussia* et les *Danæa*, au contraire, c'est un rhizome horizontal, mais toujours souterrain. Les écailles, si fréquentes sur la tige des Fougères, où elles constituent dans le jeune âge un appareil de protection très efficace du bourgeon terminal, manquent absolument à la tige de ces plantes.

A l'exception de deux espèces épiphytes (*Ophioglossum palmatum* et *pendulum*), la tige des Ophioglossées est toujours souterraine. C'est une sorte de tubercule arrondi (*O. fibrosum*) ou un rhizome dressé (la plupart des *Euophioglossum*, *Botrychium*), ou encore un rhizome rampant (*Hel-*

(1) Gœbeler, *loc. cit.*, p. 456.

(2) W. Gardiner *and* Tokutaro Ito, *On the structur of mucilage-secretings cells of* Blechnum occidentale *and* Osmunda regalis (Ann. of Botany, 1887); on y trouve l'énumération des travaux antérieurs.

minthostachys). Chez ces plantes le sommet de la tige est si bien protégé par les feuilles emboîtées les unes dans les autres (*Botrychium*) ou par leurs gaines stipulaires confluentes, coiffant tout le sommet végétatif d'un épais bonnet de tissu parenchymateux (*Ophioglossum*), que le développement de poils protecteurs serait absolument superflu. Aussi ces plantes en sont-elles dépourvues. Par l'absence d'écailles ou de toute autre production analogue, la tige des Marattiacées et des Ophioglossées se distingue de celle des Fougères.

Au point de vue de la *structure interne*, nous devons distinguer dans la tige de ces plantes un ensemble de cordons libéroligneux enveloppés dans un tissu fondamental (écorce). Le trajet de ces cordons cribro-vasculaires a été très bien étudié par divers observateurs. Pour les Fougères, par M. Lachmann (1), pour les Marattiacées par M. Kühn (2), pour les Ophioglossés par M. Rostowzew (3). Dans ce Mémoire il ne sera pas question de leur arrangement dans le tissu fondamental de la tige, mais uniquement de leur structure histologique et de celle de l'écorce qui les renferme.

Il n'est pas nécessaire de rappeler ici les diverses interprétations de la structure de la tige des Cryptogames vasculaires, proposées par M. Van Tieghem. Le lecteur désireux de connaître le détail des faits sur lesquels repose la manière de voir de ce savant, pourra se reporter à la deuxième édition de son *Traité de Botanique* et aussi aux notes et Mémoires publiés depuis et indiqués ci-dessous (4).

(1) P. Lachmann, *Contribution à l'histoire de la racine des Fougères*, Lyon, 1889.

(2) Rich. Kühn, *Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen*, Flora, 1889.

(3) Rostowzew, (*l. c.*) *Recherches sur l'Ophioglossum vulgatum*, 1891.

(4) Van Tieghem et Douliot, *Sur la polystélie* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. III, 1886). — Leclerc du Sablon, *Recherches sur la formation de la tige*

Seulement, puisque dans ce Mémoire (qui est une thèse pour le doctorat) je dois surtout mettre en évidence les résultats de mes recherches personnelles, on me permettra de faire remarquer que l'astélie des Ophioglossées, telle que M. Van Tieghem l'avait conçue à l'origine (voir le *Mémoire sur la Polystélie*), restait bien théorique tant qu'on n'eut pas montré, comme je l'ai fait (1), que l'endoderme, non caractérisé dans les entre-nœuds supérieurs, pouvait être retrouvé à la base de la tige.

La disparition des cadres endodermiques de la tige, au-dessus d'un certain niveau, ayant déjà été signalée par M. L. du Sablon à propos de la tige de l'*Angiopteris* (*l. c.* p. 13), ce fait devient très caractéristique de l'ensemble du groupe des Marattiacées et Ophioglossées.

ÉPIDERME. ÉCORCE.

L'écorce est limitée extérieurement par un épiderme très net dans les rhizomes superficiels où il est souvent épaissi sur ses faces externes, lignifié (*Polyp. dictyophyllum*, etc.) et recouvert d'un enduit cireux. Cet épiderme est souvent beaucoup moins différencié dans les rhizomes profonds. M. Trécul a montré (2) que les ailes ou bandelettes pâles qu'on observe si fréquemment sur les pétioles des Fougères, et qui portent de très nombreux stomates, peuvent se prolonger presque sur la tige, même quand elle est souterraine. (*Pteris aquilina*). L'épiderme de la tige des *Vittaria* contient des cellules scléreuses semblables à celles de la feuille. Les cellules corticales ont parfois leurs membranes très peu

des *Fougères* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. XI). — Ph. Van Tieghem, *Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées* (*Journal de botanique*, 1890, p. 405). — Georges Poirault, *Sur l'Ophioglossum vulgatum* (*Journal de botanique*, 1892, p. 69). — Strasburger, *Bau u. Verrichtungen*, etc.

(1) Voir Van Tieghem, *Tige des Ophioglossées*, p. 409, et ma note précédemment citée.

(2) Trécul, *Comptes rendus*, t. LXXIII (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XIV. — Voir aussi : Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns* (*Ann. of Botany*, 1889).

épaissies, incolores et cellulosiques (*Polyp. chrysolepis*, *tridactylus*, *glaucophyllum*, *Gymnogramme lanceolata*, etc.); ailleurs, et le plus souvent, les membranes sont colorées en jaune ou en brun. Dans beaucoup d'espèces épiphytes à rhizomes rampants superficiels, on trouve la partie externe de la tige occupée par un anneau de cellules plus ou moins épaissies, qui tantôt demeurent incolores et cellulosiques (*Drymoglossum piloselloides*, etc.), tantôt se colorent en brun, mais ne lignifient pas leurs membranes (*Acrostichum Funckii*, et beaucoup d'autres, *Meniscium* sp., etc.). Cependant les cas sont très fréquents où l'on voit cette zone corticale externe se colorer par les réactifs des membranes lignifiées. Mais si pour l'ordinaire (*Polyp. Hahnii*, *macrocarpum*, *crassinervatum*, etc.) c'est la *lamelle moyenne* qui prend une teinte rose avec l'acide chlorhydrique et la phloroglucine, on peut trouver la lignification localisée exclusivement à la *lamelle interne*. L'exemple le plus remarquable nous en est fourni par le *Polypodium normale* Moore. Quand on traite des coupes par le réactif susmentionné, on voit qu'il n'y a dans la cellule qu'une mince couche interne à prendre une teinte rose vif; tout le reste de la membrane reste incolore, et, par contre, se teint en bleu par l'iode et l'acide sulfurique, à l'exception bien entendu de la lamelle moyenne qui dans les deux cas reste incolore. Notons qu'en général, dans ces anneaux scléreux de l'écorce externe, la lignification atteint son maximum sur la face dorsale, c'est-à-dire celle qui est opposée au substratum. Souvent la face ventrale n'est pas lignifiée.

D'autre part, si dans un grand nombre de Fougères les cellules qui entourent les stèles ne se distinguent pas des autres cellules corticales (*Polypodium chrysolepis*, *zosteræforme*, etc.), cette structure n'est pas la plus répandue et dans la règle, autour des stèles, les cellules corticales s'épaississent plus ou moins fortement et prennent la teinte brune caractéristique du sclérenchyme des racines. Ces anneaux sclérenchymateux péristéliques présentent donc les

mêmes caractères que ceux entourant le cylindre central de la racine, et suivant le mode d'épaississement peuvent se rapporter à deux types.

Dans une cellule, tantôt l'épaississement est uniformément réparti sur tout le pourtour de la paroi, tantôt il présente un maximum sur la face interne. La puissance de ces anneaux est très variable; réduits dans beaucoup de cas à une seule assise (*Polypodium serpens* Forst., *lycopodioides* L., *salicifolium* Willd., *Mauritianum*, etc.); ils sont souvent bisériés (*Polyp. dictyophyllum* Mett.), ou même comprennent de trois à cinq couches de cellules (*Polyp. aurisetum* Raddi, *piloselloides* L.). D'ailleurs une gaine scléreuse peut très bien n'avoir pas partout la même épaisseur et comprendre, par exemple, deux assises sur la face interne (*Polyp. tenellum* Forst.), une seule assise sur les faces latérales et externes. De même, la coloration peut n'être pas répartie d'une façon uniforme et présenter un maximun qui se montre habituellement sur la face externe, la face interne pouvant être presque incolore (*Polyp. rostratum* Hk.).

M. Lachmann a cité, comme cas particulier, celui du *Davallia Mooreana* Masters, où ces gaines contiennent des cristaux plus ou moins gros d'oxalate de calcium (1); on verra plus loin (ch. III), à propos de la répartition de ce sel chez les Fougères, que différents *Polypodium* et plusieurs *Acrostichum* présentent les mêmes caractères.

Mais la production la plus remarquable de l'écorce de la tige, ce sont les amas plus ou moins gros de cellules scléreuses brunes inégalement épaissies sur leurs faces externes, et ne présentant aucune relation avec les stèles (2). Rarement localisés à la périphérie de la tige, en dehors des stèles (*Polyp. leucochila*), ces groupes de scléréides sont le plus souvent épars dans toute l'écorce (*Polyp. hemionitideum* Wall.). Dans le *Polypodium loriforme*, ces éléments sont disposés en deux massifs au voisinage du centre de la tige et, d'après

(1) Lachmann, *Bull. Soc. bot.*, Lyon, 1886.
(2) Walter, *loc. cit.* On y trouve l'indication des travaux antérieurs.

M. Walter, dans le *Polypodium pertusum*, ils se rassemblent en une colonne axile (1). Il ne s'agit pas là des cellules corticales se sclérifiant et brunissant après coup. Ce sont des cellules spéciales, qui se différencient de très bonne heure à une faible distance du point végétatif. La coloration brune consécutive de l'épaississement commence, dans la lamelle moyenne, au point de rencontre de plusieurs cellules et gagne de proche en proche toute la membrane (M. Walter). Ces cellules sont plus ou moins parenchymateuses, souvent très peu allongées, plus rarement de véritables fibres dans lesquelles l'épaississement s'est produit surtout à la face interne, la paroi externe demeurant relativement mince. Cette structure est très visible dans les cellules du bord des îlots scléreux, mais dans les cellules centrales l'épaississement est uniforme. Cependant, il est des cas où toutes les cellules sont également épaissies ; beaucoup plus rarement (*Polypodium longifrons* Wall., *tridactylus* Wall., *Pleopeltis excavata* Moore), les cellules centrales ne s'épaississant pas, le groupe de scléréides prend une forme annulaire. Il est une curieuse variété de ces scléréides qu'on pourrait appeler scléréides épineuses pour les distinguer des autres, beaucoup moins fréquentes. Dans ces éléments la face interne de la membrane a subi, en un grand nombre de points, un épaississement local analogue à celui que M. Luerssen a fait connaître dans l'écorce et les écailles de l'*Adiantum cuneatum*, et que nous avons signalé dans l'écorce de diverses racines (*Aspl. lucidum*, beaucoup d'*Adiantum*); la surface paraît donc couverte d'épines aiguës, ou à contour irrégulier. M. Walter a rencontré ces cellules dans les *Polyp. musæfolium*, *neriifolium* et *longissimum* ; je les ai revues dans plusieurs *Drynaria*, le *Pleopeltis excavata* Moore, les *Polyp. phlebodes* et *membranaceum* Don (où elles sont cristalligènes).

(1) M. Van Tieghem, *Traité de botanique*, p. 1375, les indique dans les *Gleichenia*. Je ne les y ai jamais rencontrés.

Toutes les Marattiacées étudiées jusqu'ici (1) ont montré dans leur tige une écorce parenchymateuse sans trace de sclérenchyme, ce qui les sépare nettement de l'ensemble des Fougères. L'écorce de la tige des *Botrychium* et des Ophioglosses est également parenchymateuse.

Endoderme (2). — Dans toutes les racines, l'endoderme est caractérisé par ses cadres lignifiés et il en est de même de l'endoderme de la tige des Fougères ; à tous les niveaux dans la tige, dans la feuille et jusqu'à l'extrémité des nervures, la structure connue est visible. Dans les Marattiacées « l'endoderme perd, de très bonne heure, ses caractères distinctifs (M. du Sablon) (3) et, d'après mes recherches, les Ophioglossées ne se comportent pas autrement. Dans les *Botrychium*, l'endoderme externe est visible sur toute la longueur de la tige, l'endoderme interne à la base seulement (fig. 11). Les rares espèces d'Ophioglosses où j'ai pu trouver un endoderme à cadres lignifiés (*O. Bergianum*, Schlecht., *O. capense*, Schlecht., *O. ellipticum*, Hk. et Gr.) ne possédaient ce caractère qu'à la base même de leur tige et ne le perdaient pas brusquement ; mais au fur et à mesure qu'on s'éloignait de la base de la tige, en montant vers le sommet, on voyait peu à peu, cellule par cellule, les cadres disparaître, et, à partir d'un certain niveau, encore très rapproché de la base, il était impossible d'en trouver trace. Là encore, comme dans les *Bo-*

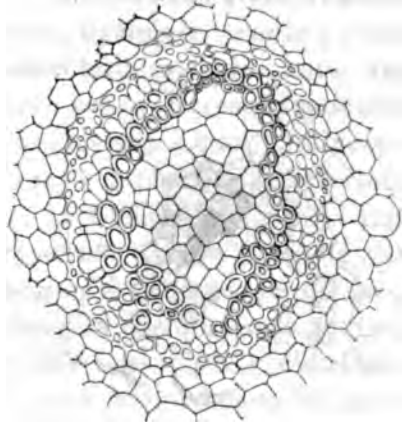


Fig. 11. — *Botrychium Lunaria*. — Tige. On voit l'endoderme externe et l'endoderme interne.

(1) Kühn, *loc. cit.*, et encore : *Ueber den anatomischen Bau von Danæa* (Flora, 1890, p. 148).

(2) G. Poirault, *Sur l'Ophioglossum vulgatum, loc. cit.*

(3) Leclerc du Sablon, *loc. cit.*

trychium, c'est la portion interne de l'endoderme qui disparaît la première (fig. 12). Telles sont les différences très notables qu'on observe entre les Fougères d'une part, les Marattiacées et les Ophioglossées d'autre part. Quand on passe des Fougères aux Ophioglosses, et aux Marattiacées, par le *Botrychium*, on voit graduellement l'endoderme perdre sa caractéristique, d'abord dans la partie centrale, puis dans les parties externes.

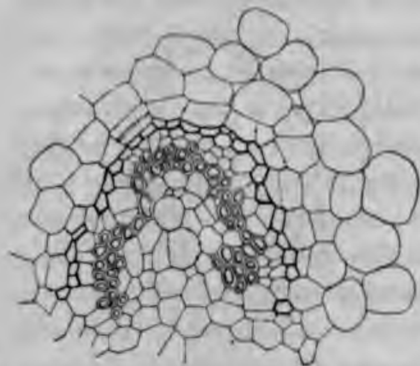


Fig. 12. — *Ophioglossum Bergianum*. — Portion de la base de la tige; on voit l'endoderme externe et l'endoderme interne.

Notons encore que cette tendance à la disparition des cadres de l'endoderme dans les parties centrales de la tige est déjà indiquée chez les *Pilularia*, où M. Russow (1) a vu les cadres de l'endoderme interne bien développés sur des exemplaires de cette plante, récoltés dans la nature, tandis que le caractère disparaissait complètement sur des échantillons provenant du Jardin de Berlin. Dans le *Vittaria elongata*, j'ai vu de même l'endoderme très distinct à la face externe de la stèle, tout à fait indistinct à la face interne.

L'étude des particularités anatomiques des stèles sera présentée plus loin, dans le chapitre relatif à la feuille, car je n'y ai pas rencontré jusqu'à présent de disposition qui fût spéciale à la tige.

Tige des Gleichéniacées. — La tige des Gleichéniacées a été peu étudiée au point de vue anatomique. Je n'ai trouvé

(1) Russow, *Vergleichende Untersuchungen über Leitbundelkryptogamen* (*Mém. de l'Acad. des sc. de Saint-Pétersbourg*, 1873).

dans la bibliographie qu'une observation de M. Russow (1), relative à la tige du *G. polypodioides*, qui constate qu'elle a la structure de celle du *Trichomanes radicans*. Grâce à l'obligeance de M. le professeur Bureau, j'ai pu examiner quelques échantillons de Gleichéniacées provenant de l'herbier du Muséum ; voici le résultat de mes observations.

1° *Gleichenia Boryi* Kze. — La tige rampante, grêle, colorée en brun, porte des racines éparses. Examinée au milieu d'un entre-nœud, elle présente la structure suivante : sous un épiderme bien distinct, une écorce brune sclérenchymateuse limitée intérieurement par un endoderme à parois minces. Le cylindre central assez petit débute par un péricycle formé de quelques rangées de cellules, en dedans duquel vient un anneau libérien continu, comprenant une zone externe de tubes criblés très étroits, et une zone interne de tubes à section beaucoup plus large entremêlés de cellules de parenchyme libérien. Ces tubes criblés sont formés d'articles assez longs, terminés par des cloisons très obliques ; les faces longitudinales sont munies de pores non rassemblés en grandes plages, mais réunis en petits groupes ou même isolés. Comme à l'ordinaire, les pores sont beaucoup plus nombreux sur les faces terminales, et munis de cals bien développés (2). Ce liber contient des cellules sécrétrices. Toute la partie centrale de la tige est occupée par de larges vaisseaux scalariformes, isolés ou formant de petits îlots séparés les uns des autres par des cellules parenchymateuses. Vers la périphérie de cet ensemble, on distingue un certain nombre de groupes ligneux primaires, constitués par des vaisseaux très largement ponctués, beaucoup plus étroits que les autres (protoxylème). Souvent, à la place de ces groupes de protoxylème, on ne voit qu'une lacune, aux flancs de laquelle un ou deux vaisseaux restent attachés.

Quand on se rapproche du point de départ d'une feuille, on

(1) *Loc. cit.*, p. 96.
(2) Voir au chapitre III le paragraphe relatif à la structure des tubes criblés.

distingue, vers la partie supérieure du cylindre central de la tige horizontale, trois de ces groupes de protoxylème assez volumineux (fig. 13). C'est à leur voisinage que commencent les processus marquant le départ de la feuille; dans cette région, les vaisseaux disparaissent, et bientôt, autour d'un massif de cellules parenchymateuses, des tubes criblés se développent. Ce massif de cellules à parois minces (autour duquel on ne distingue à aucun moment d'assise à cadres lignifiés), ira toujours en grossissant, et sa ceinture de tubes



Fig. 13. — *Gleichenia Boryi*. — Détachement de la stèle pétiolaire (fig. schématiques). L'*écorce* est figurée par la partie externe finement ponctuée; l'*endoderme* par des points beaucoup plus gros; le *péricycle* est en blanc; en dedans vient l'anneau libérien; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes d'éléments lignifiés séparés par du parenchyme.

criblés suivra son accroissement. Par les progrès de ce développement, l'arc externe de bois, de liber et de péricycle fera saillie vers l'extérieur. Puis, la dilatation continuant, l'arc ligneux se sépare le premier et, par-dessous ses deux extrémités, le liber intérieur vient se réunir au liber extérieur. Alors, l'écorce refoulant devant elle l'endoderme et le péricyle vient étrangler la stèle pétiolaire et achever sa séparation de la tige (1).

2° *Gleichenia hecistophylla* Hook. — C'est la même struc-

(1) La partie inférieure de cet anneau libérien qui se développe autour du massif de cellules parenchymateuses paraît bien contribuer à venir fermer la brèche ouverte dans le liber de la tige par le départ de la stèle pétiolaire. — D'autre part, au fur et à mesure qu'on s'élève dans le pétiole, on voit se développer à la partie interne du bois, accolés au protoxylème, des groupes de cellules réticulées et ponctuées à parois très épaisses.

ture; je note seulement que si, dans la grande majorité des cas, il y a toujours des vaisseaux scalariformes entre le liber et les éléments de protoxylème ou la lacune qui se forme au milieu d'eux, ces éléments peuvent arriver à toucher l'anneau libérien. Signalons encore la présence entre les vaisseaux médullaires scalariformes de quelques rares cellules scléreuses.

Quand on se rapproche d'un nœud, on voit la tige se dilater, et, peu à peu, un étranglement se dessiner à sa partie

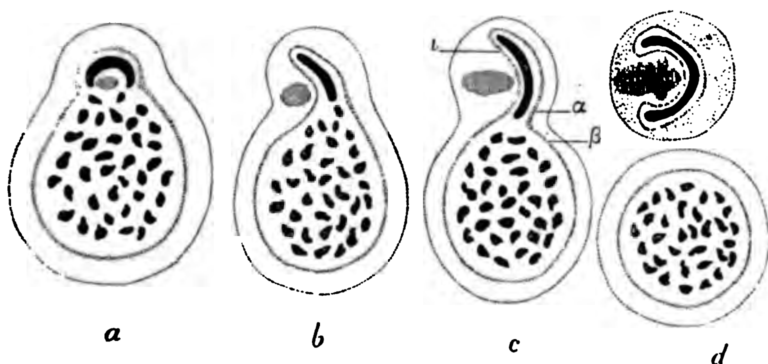


Fig. 14. — *Gleichenia hecistophylla.* — Détachement de la stèle pétiolaire (figures schématiques). La ligne ponctuée extérieure représente l'*endoderme*; le *péricycle* est en blanc ; l'*anneau libérien* en fin pointillé; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes de *vaisseaux* séparés par du parenchyme. Au stade *d* le gros pointillé du péricycle pétiolaire indique les éléments lignifiés (voir fig. 24).

dorsale (fig. 14 ,*a*). Puis, un amas de cellules sclérenchymateuses apparaît un peu au-dessus du plan horizontal passant par l'étranglement, dans la concavité d'un arc marqué (comme précédemment dans le *G. Boryi*) par trois groupes de protoxylème. Ce massif scléreux, qui va toujours grandissant au fur et à mesure qu'on se rapproche du point de départ apparent de la feuille, s'insinue entre les vaisseaux, dans la direction du groupe de protoxylème médian (qui marquera plus tard le plan de symétrie du pétiole). Les choses se passent comme si le massif scléreux détachait la partie étranglée du cylindre central en le faisant basculer (*b*). Dans la fente ainsi ouverte, entre les vaisseaux destinés à la feuille et ceux

qui resteront dans la tige, le liber s'insinue de part et d'autre du massif scléreux, revêtant l'intérieur de l'arc vasculaire, où ses éléments les plus internes subissent très rapidement la lignification (1), tandis que ceux situés près de l'ouverture de l'arc conservent leur caractère. Le mouvement de bascule, qui amène peu à peu l'arc vasculaire à 90° de sa position primitive, continue, et en même temps le massif scléreux gagne à travers le péricycle pétiolaire, et arrive jusqu'à l'endoderme ; puis (*c*, *d*), l'écorce repoussant devant elle l'endoderme, le péricycle, et le liber dans la charnière sur laquelle l'arc vasculaire a tourné, une partie (α) du feuillet libérien, ainsi invaginé, vient couper cet arc de vaisseaux et rejoindre le liber intérieur (*i*), en même temps que l'autre feuillet (β) vient réparer la brèche faite dans l'anneau libérien de la tige par le détachement de cet ensemble, qui sera la stèle foliaire; après quoi, péricycle et endoderme se rejoignant respectivement et l'écorce passant entre la stèle du pétiole et celle de la tige, la séparation s'achève. La tige suit un trajet horizontal, et quant à la stèle foliaire, après avoir cheminé très peu obliquement dans l'écorce sur une longueur de quelques millimètres, elle se redresse brusquement et prend une direction verticale.

3° *Mertensia.* — La structure d'un entre-nœud de la tige des *Gleichenia* de cette section est essentiellement celle que nous venons de voir dans les *Gl. Boryi* et *Gl. hecistophylla* Hook. La structure des nœuds est sensiblement différente. Si l'on examine une série de coupes transversales d'un entre-nœud de tige de *Mertensia*, pratiquées à une petite distance au-dessous du point de départ d'une feuille, on voit peu à peu les vaisseaux s'écarter en dedans d'un groupe de protoxylème périphérique, et une très petite plage de cellules parenchymateuses se constituer. Bientôt, au centre de celle-ci, on distingue une cellule scléreuse brune, semblable aux cellules corticales. Avec un peu d'attention, on voit qu'elle est

(1) Voir au chapitre III le paragraphe relatif aux tubes criblés.

entourée d'une assise de cellules à cadres lignifiés, présentant les caractères de l'endoderme des racines (fig. 15, *a*). Une coupe un peu plus rapprochée de la feuille montre que cette cellule unique a fait place à un îlot de cellules sclérenchyma-

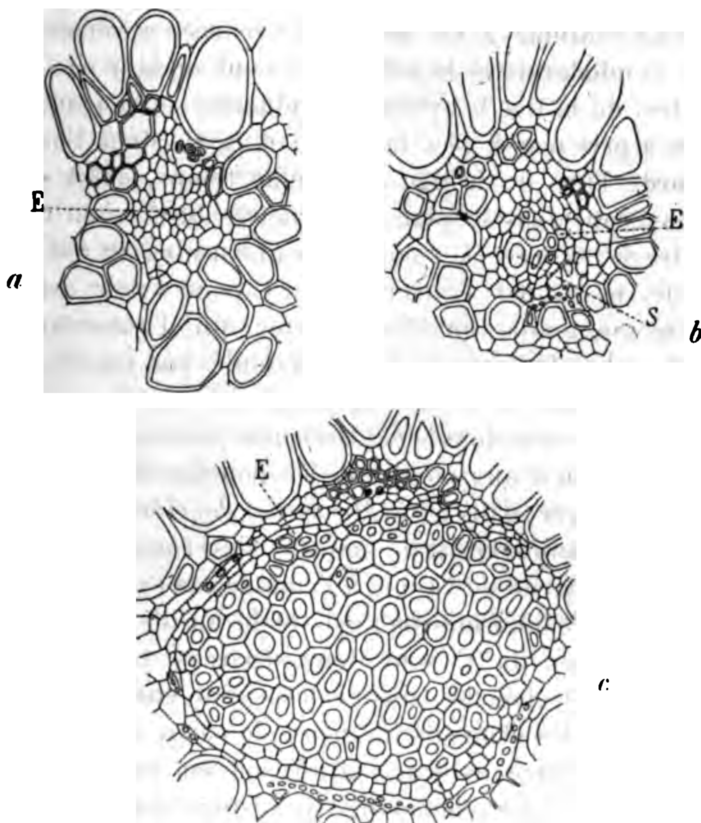


Fig. 15. — *Gleichensia* (*Mertensia*) *furcata*. — Détachement de la stèle pétiolaire; formation du massif scléreux entouré de son endoderme E en dehors duquel on voit le liber (gross. 200).

teuses, semblables à la première, et entourées comme elle d'un **endoderme** (fig. 15, *b*, *c*); en même temps, à deux ou trois assises **autour** de cet îlot, et principalement sur le bord tourné vers **l'axe de** la tige, des tubes criblés apparaissent. Les progrès **du** développement de cet anneau libérien suivent exactement ceux de l'îlot scléreux, qui va grandissant au fur et à

mesure qu'on se rapproche du point de départ apparent de la feuille, et, dans les grandes espèces (*G. pubescens*, etc.), peut atteindre une taille considérable. Dans tous les cas, on peut s'assurer qu'il n'y a pas de tubes criblés sur sa partie externe, ou plutôt que les tubes criblés n'y forment pas une couche continue. C'est alors que l'écorce, refoulant devant elle l'endoderme et le péricycle, vient séparer du cylindre central de la tige le système conducteur de la feuille, où le bois à pris peu à peu la forme d'un C, dont l'ouverture regarde l'axe de la tige. En même temps, l'ilot scléreux s'allongeant dans le plan de symétrie du C, vient à la rencontre de l'écorce, et, rompant l'anneau libérien qui l'emprisonne, passe par l'ouverture du C pour s'unir avec elle; en même temps que l'endoderme qui l'entourait vient s'unir à l'endoderme de la tige refoulé par les progrès de l'écorce. Ainsi se trouve constituée la stèle pétiolaire. De très bonne heure, dans le *G.*(*Mertensia*) *pubescens*, on voit cette stèle s'amincir aux points où les boucles du C se replient vers l'intérieur; dans le *G.*(*Mertensia*) *flagellaris*, on peut voir qu'en ces points la partie amincie s'est rompue et que l'endoderme interne s'est réuni à l'endoderme externe, en même temps que le liber interne s'est soudé au liber externe. Les deux boucles du C sont donc séparées du corps par de l'écorce; ces boucles ainsi isolées sont complètement entourées par les éléments libériens; le corps du C n'en porte que sur sa face externe, et un peu en dedans, vers ses extrémités. — Le schéma (fig. 16) résume la série des coupes transversales dans la région nodale d'une tige de *Mertensia*. Au stade D, le massif scléreux entouré de son endoderme est venu s'unir à l'écorce, qui a séparé les deux stèles.

M. Russow a, nous l'avons dit, comparé la tige des *Gleichenia* à celle du *Trichomanes radicans*. Or celle-ci a très sensiblement la même structure que celle du *Trichomanes alatum* dont M. Leclerc du Sablon a étudié le développement (1).

(1) Leclerc du Sablon, *l. c.*, p. 11. « Dans la jeune tige, le bois forme au centre du cylindre central un massif arrondi entouré complètement par le

Celle-ci est monostélique, celle-là l'est également. Mais, ce qui me paraît le plus intéressant dans ce que nous venons de dire des *Gleichenia*, c'est cette conclusion qui, à mon avis, découle des faits exposés, que dans ces plantes la manière dont le système conducteur d'une feuille se détache du cylindre central offre les plus grandes analogies avec le mode de départ du même système dans la jeune tige des *Trichomanes*. Faisons la comparaison :

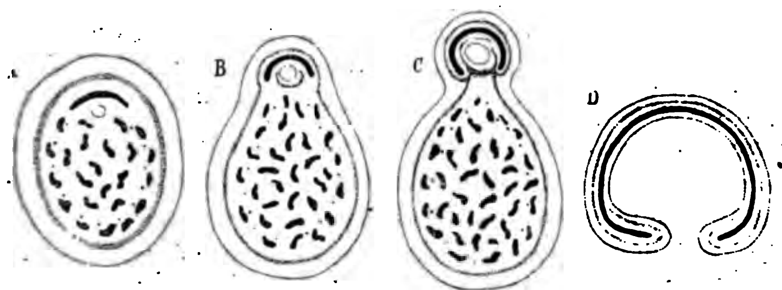


Fig. 16. — Détachement de la stèle pétiolaire des *Mertensia* (figures schématiques). — L'*écorce* est figurée par la partie externe finement ponctuée; l'*endoderme* par des points beaucoup plus gros; le péricycle est en blanc; un pointillé très serré représente l'*anneau liberien*; les taches noires irrégulières de la partie centrale indiquent les groupes de *vaisseaux* séparés par du parenchyme ; les gros points indiquent le protoxylène. — A, Apparition du massif scléreux entouré d'un endoderme représenté par une ligne ponctuée; B, le liber n'ayant à l'origine aucune connexion avec le liber extérieur tend à entourer le massif scléreux ; C, un stade plus avancé ; l'écorce s'insinue entre la stèle pétiolaire et la stèle caulinaire et amène la séparation ; D, stèle pétiolaire séparée ; le massif scléreux intérieur est venu s'unir à l'écorce.

1° Dans la jeune tige des *Trichomanes*, il se fait une moelle ; — dans les *Gleichenia*, au-dessous du nœud, les vaisseaux s'écartent et c'est encore une espèce de moelle excentrique qui se constitue.

Dans les *Gl. hecistophylla*, *polypodioides*, etc., les cellules qui s'individualisent entre les groupes de protoxylème dont il a été question plus haut se lignifient, présentent des carac-

liber. Ce cylindre central ne se divise pas; dans les parties plus larges, les vaisseaux augmentent encore en nombre, puis s'écartent un peu les uns des autres de façon à ce que l'ensemble du bois soit formé de vaisseaux mêlés à des cellules de parenchyme non lignifié. »

tères particuliers. Ce sont là des formations surajoutées qui, peuvent masquer les analogies et qui sont, disons-le tout de suite, en relation avec le développement de *vaisseaux* spéciaux dans le péricycle. Ce massif de cellules lignifiées sert précisément à mettre en relation ces vaisseaux péricycliques avec les vaisseaux normaux; et la preuve que, pour la comparaison, on peut les laisser de côté, c'est que dans le *G. Boryi* ils manquent absolument, parce que les vaisseaux péricycliques manquent eux-mêmes. Dans cette plante, la petite moelle excentrique qui se constitue présente les mêmes caractères que celle des *Trichomanes*.

2° Dans la jeune tige des *Trichomanes*, il se fait autour de cette moelle un anneau de tubes criblés ; cet anneau se forme de même dans la tige des *Gleichenia* (*G. Boryi*, *G. polypodioides*, etc.) ; seulement il n'est pas fermé dans la partie tournée vers la périphérie de la tige et encore faudrait-il revoir les choses de plus près, sur des matériaux d'étude supérieurs comme conservation à ceux que j'ai étudiés. Dans plusieurs de ces *Eugleichenia*, les tubes criblés de cet anneau se lignifient en grande partie dans la partie externe ; mais, c'est là encore un phénomène secondaire qui tient probablement à la même cause que précédemment, le développement de ces vaisseaux péricycliques. Les tubes criblés sont bien caractérisés dans la partie de l'anneau libérien tourné vers l'axe de la tige.

3° Dans les *Trichomanes*, la stèle se coupe ; l'endoderme se replie à l'intérieur de la gouttière où ses deux bords se rejoignent. Dans les *Eugleichenia*, il en est de même ; à cette différence près, que c'est à peine si l'endoderme s'infléchit vers la concavité de cette gouttière, remplie, dans beaucoup d'espèces, de ce paquet d'éléments ligneux (1).

(1) J'ai signalé précédemment (*G. hecistophylla*) les torsions qui se produisent lors du détachement de ce système conducteur du pétiole. Je ne crois pas qu'elles soient constantes ; en tous cas, elles ne sont pas toujours également sensibles. Peut-être ces différences témoignent-elles de ce fait que, contrairement à ce qui se passe dans les rhizomes dorsi-ventraux des Polypodiacées, les feuilles ne sont pas insérées en deux séries latérales,

Mertensia. — La comparaison avec les Mertensia n'offre pas plus de difficulté. Au premier abord, la présence de l'endoderme autour du massif scléreux semble un peu singulière; mais c'est en somme un procédé comme un autre d'arriver à la séparation de la stèle. Ce n'est pas le plus habituel, qui est celui décrit par M. du Sablon, mais le résultat est le même, que l'endoderme s'invagine à l'intérieur pour venir avec le péricycle s'appliquer sur un anneau libérien, ou bien qu'un endoderme préformé à l'intérieur de cet anneau vienne, comme nous l'avons expliqué, après rupture de l'anneau et de son entourage, se souder avec un autre endoderme. Ce qu'il importe de remarquer, c'est la formation de l'anneau libérien interne précédant la division, et c'est sur ce point que toute la comparaison repose.

La stèle pétiolaire n'est pas tout à fait complète, puisque les tubes criblés ne sont pas exactement continus sur son flanc intérieur, mais on trouverait dans la tige même d'autres exemples de réduction analogues. Dans les stèles de divers *Antrophyum* et *Vittaria*, le liber manque dans tout le fond de la gouttière stélique, où, bien souvent, l'endoderme a également perdu ses caractères distinctifs.

Le *Stromatopteris*, qui ressemble par la structure de sa tige aux *Gleichenia*, ne présente rien de comparable au point de vue de la structure du nœud.

Le très petit fragment de tige de *Platyzoma microphyllum* dont j'ai pu disposer m'a montré des différences notables avec les genres précédents, encore que la structure de cette plante puisse peut-être se ramener à celle d'un *Eugleichenia.*

L'écorce, dans laquelle on peut distinguer deux zones, une externe formée de cellules à parois très épaisses et brunes, une interne, amylacée, est limitée extérieurement par un épiderme, intérieurement par un endoderme très caracté-

mais tout autour de la tige, comme le pensait M. Gœbel, et qu'en conséquence elles doivent se tordre très inégalement pour arriver à occuper leurs positions latérales.

risé par les cadres lignifiés. Le cylindre central comprend un péricycle formé de deux à trois assises de larges cellules, puis un anneau libérien continu où les tubes criblés sont assez étroits.

En dedans, vient une zone annulaire de vaisseaux entremêlés de cellules de parenchyme non lignifié, dont l'aspect rappelle absolument la partie externe d'un cylindre central de tige de *Gleichenia*, à cette différence près, que dans ces dernières plantes, les entre-nœuds sont très longs. Dans les *Gleichenia* comme nous l'avons vu, il faut pratiquer des coupes très près d'un nœud pour trouver une trace foliaire, tandis que, dans cette plante les feuilles étant très rapprochées, la même coupe montre dans l'écorce plusieurs traces foliaires à différentes distances de la périphérie du cylindre central où elles ont pris naissance. Mais, ce qu'il y a de plus remarquable dans le *Platyzoma*, c'est que, en dedans de cette zone annulaire de vaisseaux dont il vient d'être question, et séparée d'elle par une assise à cadres lignifiés, on trouve un énorme massif de cellules scléreuses brunes qui présentent les mêmes caractères que celles tant de fois signalées chez les Fougères. Entre l'anneau ligneux et cette assise à cadres interne qui ne vient jamais se mettre en relation avec le véritable endoderme, il n'y a pas de tubes criblés. Pour expliquer cette structure, il faut, je crois, se reporter à la tige des *Eugleichenia*, car vouloir rapprocher cette structure de celle des *Mertensia* en considérant le séquestre scléreux comme l'homologue d'un ensemble d'îlots dont chacun se serait formé au point de départ d'une feuille et qui, les feuilles se rapprochant beaucoup, auraient conflué et seraient restés dans la tige sans qu'il se développât de liber autour d'eux, serait se fier à des ressemblances trompeuses. D'ailleurs, au point de vue des caractères morphologiques extérieurs, le *Platyzoma* se rattache aux *Eugleichenia*; et si l'on veut invoquer les concrescences résultant du rapprochement des feuilles, il serait vraiment extraordinaire qu'une tige de *Mertensia*, très différent d'un *Eugleichenia* où les entre-nœuds sont très longs, donnât, par

une simple coalescence de la base de ses feuilles, une tige de *Platyzoma*, lequel est très voisin d'un *Eugleichenia*.

Mais si on étudie la base des pétioles des *Eugleichenia* un peu au-dessus du point où ils se détachent de la tige et même quand les stèles sont encore contenues dans l'écorce caulinaire, on aperçoit une production très singulière et qui peut servir, me semble-t-il, à comprendre la structure de la tige du *Platyzoma*.

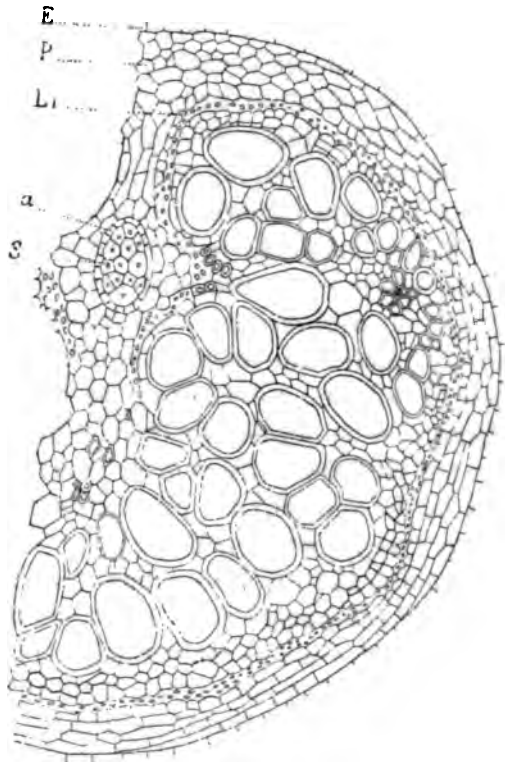


Fig. 17. — *Gleichenia speluncæ*. — Moitié du pétiole. E, endoderme ; P, péricycle ; L, liber ; S, massif scléreux entouré d'une assise à cadres *a* (endoderme des auteurs) (gross. 140).

Si nous examinons la stèle du *Gleichenia hecistophylla* au moment où, après s'être détachée et avoir cheminé quelque temps dans l'écorce, elle se redresse brusquement, nous voyons s'individualiser au centre du massif lignifié une ou deux cellules tranchant par leur teinte brune sur le fond jaunâtre de celui-ci (fig. 17). Autour d'elles on distingue une assise à cadres lignifiés (1), semblable à celle qui caractérise l'endoderme. Ce groupe de cellules brunes va en augmentant d'importance jusqu'à une certaine hauteur (1 à 2 centimètres) dans le pé-

(1) *Schutzscheide* des auteurs allemands.

tiole, sans toutefois devenir jamais bien considérable ; puis, à partir de ce niveau, il se réduit, jusqu'à n'être plus formé que d'une seule cellule, toujours entourée de cette assise à cadres caractéristiques, qui apparaît et disparaît avec lui. Dans le *Gleichenia speluncæ*, les choses se passent à peu près de la même manière ; mais, dans cette plante, ce séquestre de cellules brunes monte beaucoup plus haut dans le pétiole, où l'on peut le retrouver à une distance assez faible au-dessous de la première ramification (fig. 17). Par contre, la même production est très réduite dans le pétiole du *Gleichenia polypodioides*, ou, pour mieux dire, elle ne s'y montre pas. Chez cette plante, l'apparition des cellules brunes et de leur assise à cadres suit presque immédiatement la formation, en face des groupes de protoxylème dont il a été question plus haut, du massif lignifié qui marque le début du détachement de la stèle pétiolaire. Le nombre de ces cellules brunes ainsi séquestrées ne dépasse pas trois à quatre. On ne les trouve que sur un trajet extrêmement court, et, le système conducteur de la feuille ne s'est pas encore complètement séparé de la tige qu'elles ont déjà disparu.

Si maintenant, ayant ces faits présents à l'esprit, on imagine que, la longueur des entre-nœuds diminuant, les feuilles d'un *Eugleichenia* se rapprochent, la base de chacune d'elles étant le siège de la formation d'un séquestre, on peut concevoir la coalescence de ces productions très rapprochées en un séquestre général qui restera dans la tige comme celui du *G. polypodioides*, et la structure qui en résultera sera bien voisine de celle de la tige du *Platyzoma*.

CHAPITRE III

LA FEUILLE.

Les feuilles simples, entières, qui ne sont pas très fréquentes dans les Polypodiacées, manquent totalement aux

Cyathéacées et aux Gleichéniacées. Quant aux feuilles composées à divers degrés, elles sont si nombreuses et si variées qu'il ne nous est pas possible d'en indiquer ici les différentes formes.

Tout en étant moins marquée que chez les Phanérogames, la métamorphose des feuilles mérite d'être signalée. Conformément à une loi d'évolution très générale, les premières feuilles que porte la plantule de germination sont, pour l'ordinaire, les plus simples, et celles qui viennent par la suite sont de plus en plus compliquées. Puis, à partir d'un certain stade, il semble que les choses suivent une marche inverse; par des progrès insensibles, ou même brusquement, c'est une feuille plus simple qui apparaît, et celle-là porte les sporanges (*Rhipidopteris peltata* et *palmata*, *Heteroneuron argutum* F.). Cependant, le plus souvent, la feuille fertile rappelle par sa forme générale, et même par sa nervation, les feuilles végétatives; mais elle s'en distingue soit par une réduction plus ou moins grande de son parenchyme, soit par sa texture plus coriace. Dans certains *Polypodium*, la feuille sporifère ne diffère des feuilles stériles que par la plus grande richesse de son contenu chlorophyllien (1).

Mais on peut observer, entre les feuilles végétatives elles-mêmes, des différences non moins grandes que celles qui séparent les feuilles stériles des feuilles reproductrices. Ainsi, chez différents *Drynaria* vivant en épiphytes dans les forêts tropicales, certaines feuilles se détournent de leur fonction assimilatrice ordinaire pour remplir un rôle particulièrement utile. Une plante terrestre n'a, en général, aucun effort à faire pour aller chercher sa nourriture dans le sol; une plante épiphyte, au contraire, ne doit pas seulement protéger son substratum contre la dessiccation; il lui faut encore, dans certains cas, recueillir soigneusement les débris végétaux qui se transformeront en humus où elle puisera l'aliment de son existence. Dans l'*Asplenium Nidus* et autres espèces de même groupe, les grandes feuilles nidulantes

(1) Gœbel, Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, t. VII.

constituent au sommet de la tige, c'est-à-dire dans la région de sortie des racines, une coupe largement ouverte pour recevoir les détritus. Dans les *Drynaria* étudiés par M. Gœbel (1), il n'en est pas de même; la tige rampante, couverte d'un épais feutrage d'écailles roussâtres qui lui donnent l'aspect bizarre d'un animal, porte en deux rangées dorsales de grandes feuilles profondément pennifides. Mais certaines d'entre elles (*Nischenblätter*), au lieu de s'allonger, restent courtes, sessiles, cochléiformes, et, tournant leur concavité vers l'arbre où s'attache la tige, elles représentent des sortes de consoles creuses où s'accumulent les détritus. La texture de ces feuilles est absolument différente de celle des feuilles assimilatrices; elles sont coriaces, pauvres en chlorophylle et ne vivent que peu de temps; mais, même mortes et réduites à leur réseau de nervures beaucoup plus épaisses que celles des feuilles stériles ou des feuilles fertiles (qui dans ces plantes sont semblables), elles peuvent encore remplir la fonction que nous venons de dire. Ailleurs, dans les *Platycerium*, le dimorphisme foliaire correspond à un but tout différent; les larges feuilles en écusson (*Mantelblätter*) (2) qui couvrent la base de la tige ne jouent qu'un rôle secondaire et passager dans l'assimilation, mais protègent très efficacement les racines contre la sécheresse. Dans certains *Polypodium* (*P. linguæforme*, *P. musæfolium*), ce rôle protecteur est rempli par la base même du pétiole, qui s'étale en forme de disque au-dessus des jeunes racines (3).

Ces différences que nous venons de noter entre les feuilles végétatives ont une raison d'être évidentes, la transformation y répond à un but spécial ; mais il n'en est pas de même de certaines modifications principalement visibles dans les *Acrostichum* de la section *Lomariopsis* (*L. ludens*, *variabilis*, *spinescens*), où l'on observe çà et là sur une tige des feuilles

(1) K. Gœbel, *Ueber epiphytische Farne u. Muscineen* (Ann. du Jardin Botan. de Buitenzorg, t. VII, 1888).
(2) Gœbel, *Loc. cit.*, p. 12.
(3) Beccari, *Malesia*, vol. II, fasc. 4.

tellement différentes des feuilles végétatives ordinaires et des feuilles reproductrices, que les voyant détachées les unes et les autres on ne pourrait soupçonner leur communauté d'origine. Peut-être sont-ce les feuilles caractéristiques de la plante très jeunes qui reparaissent accidentellement plus tard?

Si la tige se ramifie peu, surtout dans les espèces à souches dressées, en revanche la feuille des Fougères (principalement dans les genres *Asplenium* et *Aspidium*) produit souvent des *bourgeons*. Ceux-ci se montrent tantôt à l'extrémité du pétiole (*Fadyenia prolifera*, *Asplenium prolongatum*, *Scolopendrium rhizophyllum*, *Acrostichum* (*Heteroneuron*) *flagelliferum*, etc.) ; tantôt en un point quelconque du limbe (*Ceratopteris thalictroides*), mais toujours au-dessus d'une nervure. En général, quand, dans une feuille, plusieurs pinnules sont gemmipares, les bourgeons occupent d'une pinnule à une autre des places correspondantes. Lorsque le bourgeon pétiolaire est terminal, on voit souvent, si la feuille est pennée ou décomposée pennée, les pinnules se réduire et s'espacer beaucoup, ou bien si la feuille est entière, le parenchyme disparaître presque complètement (*Acrostichum flagelliferum*, etc.) et, dans tous les cas, ce pétiole se terminer par un long flagellum qui s'incline vers le sol pour y déposer un bourgeon. Quand le dimorphisme n'est pas très accentué entre les feuilles stériles et les feuilles fertiles, on peut trouver des sores sur la feuille gemmipare (*Asplenium bulbiferum*). Mais dans les cas d'hétérophyllie marquée, il ne m'a pas semblé qu'une feuille fertile fût en même temps le siège de bourgeonnement. D'autre part, dans les *Acrostichum* (*Euacrostichum*) où chaque feuille fertile porte des spores par millions, je ne crois pas qu'on ait signalé d'espèces prolifères. Les rares *Acrostichum* (*Heteroneuron*) gemmipares (*A. proliferum*) portent exclusivement des bourgeons sur leurs feuilles stériles.

Dans quelques cas (*Osmunda*, *Todea barbara* (1), *Struthio-*

(1) Bower, *On the comparative Morphology of the leaf in the Vascular Cryptogams and Gymnosperms* (Phil. Trans., 1884). — Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns, as a Phylogenetic Study* (Ann. of Botany, vol. III, 1889). — Rostowzew, *loc. cit.*

pteris germanica), certaines feuilles sont arrêtées dans leur développement avant d'avoir produit leurs ramifications latérales et sont ainsi réduites à des sortes d'écailles assez semblables à celles des Cycadacées (*pérules*, *scale leaf*). Dans le *Polypodium vulgare*, on observe des avortements analogues.

Beaucoup de Polypodiacées nous montrent des pétioles articulés sur la tige, mais si cette articulation est le plus souvent basale, ailleurs elle est reportée à une certaine distance de la base d'insertion du rachis (*Oleandra nodosa* Presl, etc.), et, dans des cas exceptionnels (*Polypodium Krameri* Savatier et Franchet), elle remonte à la partie supérieure du pétiole très près de la première ramification.

Il est un fait qui, au point de vue de la morphologie de la feuille, demanderait de longs développements et que nous devons nous contenter d'indiquer ici sommairement : la feuille des Fougères est, dans un nombre considérable de cas, une feuille décurrente : la membrane aliforme qui lui donne ce caractère peut se montrer sur presque toute l'étendue du rachis ou bien seulement à la base où elle forme des sortes de stipules (*Osmunda*, *Todea*), qui, confluentes en tout ou en partie (Marattiacées, Ophioglosses), arrivent à coiffer le sommet de la tige d'une masse compacte de tissu emprisonnant les autres feuilles.

Le plus souvent les ailes des pétioles sont formées de plusieurs assises ; mais, dans l'*Adiantum Mettenii*, elles n'ont qu'un seul plan de cellules, comme la feuille de certaines Hyménophyllacées. D'autre part, dans un très grand nombre de *Polypodium*, *Acrostichum*, dans beaucoup de Cyathéacées, chaque aile est remplacée par une bandelette banchâtre ou verdâtre, continue ou discontinue, et sur laquelle s'ouvrent des stomates (1).

(1) Trécul (Ann. d. sc. nat., Bot., 5e série, t. XIV). — Potonié, *Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungensystem u. der Stereom bei den Blattstielen der Filicineen* (Jahrb. d. Kgl. Bot. Gart. z. Berlin, 1881, t. I). — Thomæ, *Blattstiele d. Farne*, *loc. cit.* — Bower, *Comparative examination*, etc., p. 340.

Par sa croissance terminale continue, la feuille des Fougères se distingue profondément de celle des Phanérogames.

Les Fougères sont répandues sur tout le globe (1), de la Terre-de-Feu (2) au Groenland (3) et elles ne manquent absolument qu'aux régions désertiques où les pluies sont exceptionnelles. Mais c'est surtout dans les régions chaudes et humides qu'elles se montrent de préférence. Même, c'est là la station presque exclusive des Hyménophyllacées, qui exigent pour se développer des conditions d'humidité extrême et de lumière très faible qui ne sont guère réalisées que dans les profondeurs des forêts tropicales (4). D'une manière générale, les Fougères sont particulièrement abondantes dans les îles des zones tempérées et chaudes.

S'il est des Fougères auxquelles la sécheresse est fatale, il en est d'autres, et beaucoup, semble-t-il, qui présentent à cet égard une endurance extraordinaire. Un grand nombre d'espèces peuvent rester pendant plusieurs mois absolument desséchées et se remettre à végéter au retour de conditions favorables. C'est là un fait très important et qui jette un jour tout nouveau sur la biologie de ces plantes, en nous montrant comment des végétaux que leur nature morphologique semble devoir limiter aux contrées humides, peuvent se maintenir dans des régions à longues périodes de sécheresse. Les observations de M. Borzi (5) et les recherches méthodiques de M. Bu-

(1) Baker, *On the geographical distribution of Ferns* in *Linnæn transaction*, t. XXVI, 267.

(2) Mission scientifique du Cap Horn, t. V.

(3) Warming, *Ueber Groenlands Vegetation* (Engler's Bot. Jahrb, t. X). — Dans les bois on trouve *Aspidium lonchitis*, *Polyp. dryopteris*, *P. phegopteris*, *Lastræa spinulosa*, *Cystopteris alpina*. — Dans les landes croissent : *Lastræa fragrans*, *Woodsia ilvensis*, *W. hyperborea*, *W. glabella*.

(4) Le lecteur trouvera relativement à la biologie de ces plantes, de très intéressants développements dans le Mémoire de M. Giesenhagen (*Die Hymenophyllaceen*).

(5) Borzi, *Xerotropismo nelle Felci* (Nuovo Giornale Botanico Italiano, t. XX, 1888).

reau (1) et de M. Wittrock (2) sont très instructives à cet égard.

Ces auteurs ont montré que la sécheresse arrête complètement la végétation de beaucoup de nos Fougères européennes, sans toutefois les faire périr; la plante se recroqueville de différentes façons suivant les espèces. Ainsi dans le *Ceterach*, le rachis se rabat vers l'axe de la tige, les pinnules se relèvent et s'appliquent les unes contre les autres par leurs faces supérieures; dans l'*Asplenium Trichomanes*, c'est le contraire qui se produit et les pinnules rabattues se regardent par leur face inférieure. La plante demeure en cet état pendant toute la période de sécheresse, pour reprendre sa forme primitive quand la pluie viendra la mouiller. Toutes les espèces ne sont pas également résistantes; ainsi M. Wittrock a pu faire végéter, après plus de cinq mois de séjour en herbier, le *Scolopendrium nigripes* Hk., l'*Asplenium furcatum*, le *Polypodium plumula* H.B.K., le *Polypodium lanceolatum*, le *Cheilanthes lendigera* Sw. La même expérience a réussi avec les échantillons d'*Asplenium Pringlei* récoltés depuis plus de deux ans. Dans le *Cheilanthes lendigera*, les feuilles préexistantes se sont flétries et la plante en a produit de nouvelles. Mais, dans les trois premières espèces mentionnées et dans la dernière, ce sont les mêmes feuilles qui, après cette longue dessiccation, se sont remises à végéter. Certaines espèces, *P. vulgare*, *Asplenium germanicum* Weiss, *A. septentrionale* ont pu être desséchées par un long séjour sous une cloche en présence de l'acide sulfurique, sans perdre leur vitalité.

D'autre part, les observations de M. Treub (3) montrent que les Fougères peuvent s'établir dans des régions d'une aridité extrême. — L'éruption du volcan de Krakatoa (1883)

(1) Edouard Bureau, *Sur une nouvelle plante reviviscente* (Comptes rendus, 17 février 1890).

(2) Wittrock, *De Filicibus observationes biologicæ* (Acta Horti Bergiani, t. I) — en suédois. Résumé allemand dans le Bot. Centralblatt, t. XLIX, p. 132.

(3) Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, t. VII.

couvrit l'île d'une couche de cendres et de ponces brûlantes de 1 à 60 mètres d'épaisseur, anéantissant tout germe de végétation. Lorsqu'en juin 1886, M. Treub visita le théâtre de la catastrophe, il constata qu'une flore nouvelle avait pris possession du sol et que cette flore était en majeure partie composée de Fougères (1), dont les spores amenées par le vent avaient germé dans les anfractuosités des pierres ponces, toutes remplies de Cyanophycées. C'est très vraisemblablement grâce à la présence de ces Algues dont les gaines gélatineuses absorbent l'humidité de l'air, que les spores de ces plantes ont pu trouver sur ce sol aride des conditions favorables à leur germination. Une fois les prothalles formés (et l'étude de ces prothalles n'a révélé aucune disposition protectrice particulière), les plantes se sont développées dans des circonstances mal connues, mais qui témoignent dans leur ensemble d'une résistance extraordinaire. Quoi qu'il en soit, le fait important est que, lors de l'avènement d'une nouvelle flore dans une île volcanique où la végétation a été détruite, les Fougères précèdent les Phanérogames.

PÉTIOLE.

L'étude de la structure du pétiole des Fougères a été, de la part de M. Thomæ, l'objet d'un travail étendu auquel nous renverrons le lecteur (2). Les seuls faits nouveaux que j'aurais à mentionner relativement au pétiole des Gleichéniacées, ont été exposés dans le chapitre précédent. Je rappelerai seulement que la forme de la stèle est bien différente dans les deux sections du genre *Gleichenia;* circulaire ou subcordi-

(1) *Gymnogramme calomelanos* Kaulf., *Acrostichum scandens* J. Sm., *Blechnum orientale* L., *Acrostichum aureum* Cav., *Pteris longifolia* L., *Nephrolepis exaltata* Schott., *Nephrodium calcaratum*, *Nephrodium flaccidum* Hook., *Pteris aquilina* L., var. *Pteris marginata* Bory, *Onychium auratum* Kaulf.

(2) Voir aussi Colomb, *Essai d'une classification des Fougeres de France basée sur leur étude anatomique et morphologique*, Bull. Soc. bot. de France, 1888, n° 2.

forme dans les *Eugleichenia*, elle a plus ou moins la forme d'un C dans les *Mertensia*. D'autre part, tous les *Euglei-*

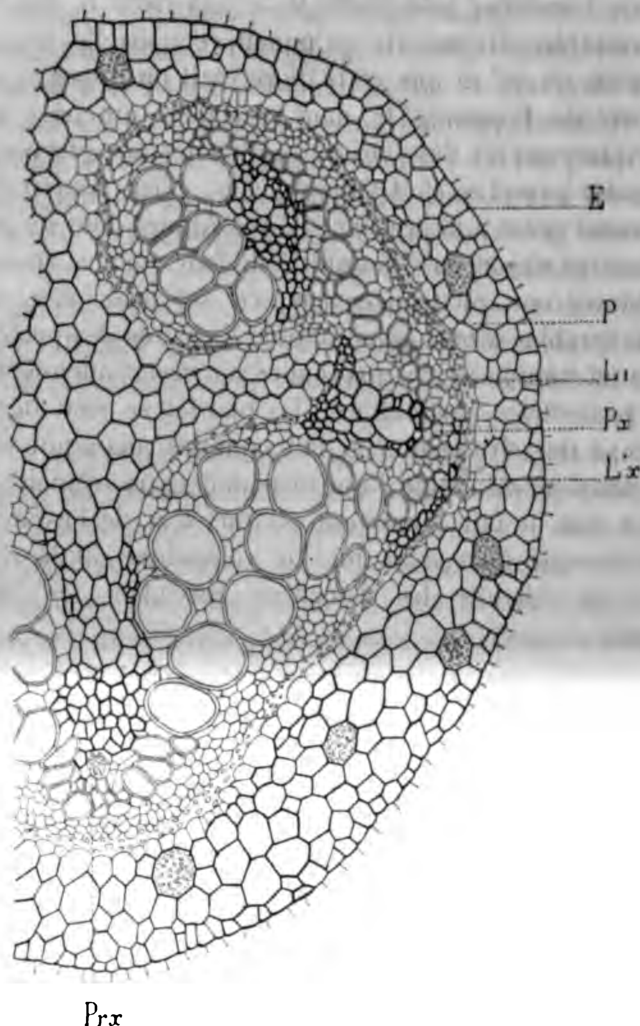


Fig. 18. — *Gleichenia rupestris* Br. — Pétiole, coupe transversale un peu au-dessous de la première ramification ; E, endoderme; P, péricycle entièrement occupé par des vaisseaux (?) réticulés à l'exception de la couche interne; çà et là, on voit la paroi terminale d'un de ces vaisseaux; L_1, protophloème; L'*x*, tubes criblés lignifiés; P*rx*, protoxylème (gross. 140).

chenia, à l'exception du *G. Boryi*, possèdent dans le péricycle de leur pétiole des cellules ponctuées ou réticulées

à membranes fortement lignifiées (fig. 18). Ces éléments ne se montrent qu'à l'état isolé dans les pétioles des *Mertensia*, ou même, dans la plupart des espèces, ils font complètement défaut. — J'ai eu occasion de faire une série d'observations sur la structure des tubes criblés dans la tige et dans le pétiole. Comme c'est dans cette partie de la feuille que j'ai pu les étudier le plus facilement, c'est ici que j'exposerai les résultats obtenus sur deux points controversés, encore que cet exposé ait pu aussi bien trouver place dans une autre partie de ce travail.

Tubes criblés. — Les tubes criblés des Fougères nous sont connus d'après les travaux de Dippel, de MM. Russow, de Bary et de Janczewski (1), et ceux plus récents de M. Terletzki (2).

Les résultats obtenus presque simultanément par M. Russow et M. de Janczewski concordent en général. Il n'y a divergence que sur un point, M. Russow admettant que, dans toutes les Cryptogames vasculaires, les pores de ces éléments sont bouchés par des cals, comme dans les Phanérogames, M. de Janczewski considérant, au contraire, cette formation comme exceptionnelle dans le groupe qui nous occupe (*Pteris aquilina*, *Osmunda regalis*). Il est vrai que M. Russow établit des distinctions entre les tubes des Cyathéacées et ceux des Polypodiacées, au point de vue de la puissance de développement de ce cal, qui, facile à mettre en évidence chez les premières, serait chez les secondes extrêmement peu distinct.

Les résultats de mes recherches se rapprochent beaucoup plus de ceux de M. Russow que de ceux de M. de Janczewski. En réalité, il y a des cals dans les tubes de toutes les Fougères (y compris les Gleichéniacées non examinées jusqu'ici

(1) On trouvera la bibliographie dans le Mémoire de M. de Janczewski (*Études sur les tubes cribreux*, *Annales des Sc. Nat.*, *Botanique*, 1882) et dans celui de M. Potonié (*Leitbündel d. Gefässkryptogamen*, *Jahrb. d. Kg. Bot. Gartens zu Berlin*, t. II, 1883, p. 250).

(2) Terletzki, *Loc. cit.*

et dans lesquelles, sur des matériaux d'herbier, j'ai pu mettre ces formations en évidence avec la plus entière certitude), et même dans le *Salvinia* (fig. 19). Quant à la distinction à établir entre les Cyathéacées et les Polypodiacées sous le rapport de l'abondance de cette production, je ne crois pas qu'elle puisse être maintenue, car j'ai trouvé des cals dans toutes les Polypodiacées où je les ai cherchés dans des tubes criblés complètement formés; et dans certaines espèces, comme le *Woodwardia radicans*, les cals sont aussi développés que dans toutes les Cyathéacées que j'ai vues.

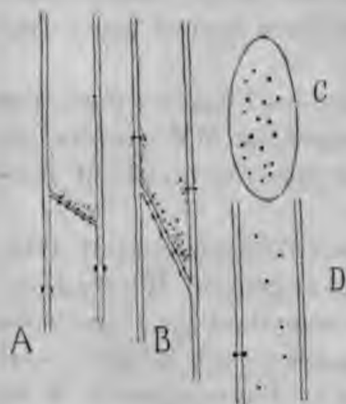


Fig. 19. — *Salvinia natans*. — Tubes criblés. A, B, deux tubes montrant les cloisons transverses inégalement inclinées; C, une cloison transverse vue à plat, montrant les cals; D, pores isolés sur une cloison longitudinale (gross. 550).

D'autre part, contrairement à l'avis de M. Russow, qui admet l'existence de cals dans les Marattiacées et les Ophioglossées, je crois pouvoir affirmer pour l'*Angiopteris*, que cette plante n'a pas de cals dans ses tubes criblés, et quant à l'Ophioglosse, leur absence complète chez cette plante n'est pas douteuse.

Une seconde question, qui restait encore à résoudre après les recherches des auteurs précédents, était celle relative à la perforation des tubes criblés. Dans une note antérieure, j'ai admis, d'accord en cela avec MM. de Janczewski et Russow, que ces cribles n'étaient pas perforés, et de fait, si on étudie les membranes sur des matériaux frais, même à l'aide des réactifs colorants, les cribles paraissent séparer complètement deux articles contigus ou superposés, et il ne semble pas y avoir de communication. Mais si l'on applique à ces recherches les méthodes en usage pour mettre en évidence les communications protoplasmiques intercellulaires, il faut, je crois, arriver à conclure à la perforation. La chose

n'est pas douteuse pour les tubes d'*Angiopteris* et d'*Ophioglossum;* dans ces deux plantes, j'ai très bien vu à maintes reprises, après traitement approprié, des filaments plus ou moins fins strier la membrane, fermant les pores et passer d'un tube à l'autre (fig. 20 et 21).

Pour les Fougères, la question est plus compliquée, et M. Terletzki, qui l'a abordée, ne l'a pas résolue comme il le pense, car ce botaniste, dans son étude sur le *Pteris aquilina*, n'a pas tenu compte de ce fait, que MM. Russow et de Janczewski s'accordaient à admettre, la présence de cals fermant la ponctuation, ce dont M. Terletzki ne parle pas. Ainsi, ce que cet auteur prend pour des communications protoplasmiques ouvertes, ce sont les bâtonnets calleux traversant la membrane. Comme je n'ai pu jusqu'ici arriver à colorer d'une façon indépendante à la fois le contenu du tube et le bouchon calleux, il ne m'est pas possible de dire si, comme je le crois, les bâtonnets calleux sont perforés.

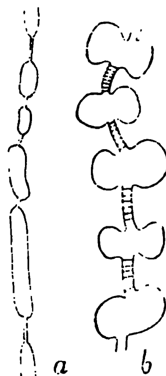


Fig. 20. — *Ophioglossum vulgatum*. — Tube criblé de la tige; *a*, portion de paroi transversale d'un tube frais examinée dans l'eau sans réactif. — *b*, une autre portion de paroi transversale après l'action de l'acide sulfurique et coloration. Dans les deux cas les globules réfringents qui se trouvent en quantité au niveau des pores ont été supprimés (gross. 440).

Dans ces dernières années, M. Mangin (1) a appelé l'attention sur une substance spéciale, assez répandue en somme dans les cellules des plantes, substance qui présenterait les réactions *colorées* de ce bouchon des pores des tubes criblés, et, que pour cette raison, il propose d'appeler *callose*. Cette *callose* se montre dans les cellules les plus diverses. Étant données, d'une part, la frappante analogie qu'il y a au point de

(1) L. Mangin, Observations sur la présence de la callose chez les Phanérogames (*Bull. Soc. Bot. de France*, tome XXXIX, p. 260, 1892). On y trouve l'indication des travaux antérieurs.

vue des ouvertures ménagées dans les parois cellulaires — et qui sont ou béantes (ce que je ne crois pas), ou occupées par une substance spéciale qui favoriserait la diffusion des albuminoïdes entre deux cellules, — et d'autre part, la présence de ces dépôts calleux, on peut se demander si le rapprochement que nous faisons plus loin (1) entre une cellule de parenchyme et un tube criblé n'est pas plus étroit encore.



Fig. 21. — *Angiopteris Durvilleana.* — Tube criblé du pétiole. Portion de paroi transversale après gonflement par l'acide sulfurique montrant la perforation des pores au niveau desquels on voit les globules réfringents (gross. 410).

Il n'en est rien. Et en admettant même, ce qui n'est pas démontré, qu'il y ait identité entre la substance qui ferme les pores des tubes criblés et celle qui se montre dans les cellules les plus diverses, il restera toujours entre les deux cette différence considérable, à mon sens, que la première est *constamment en relation avec une ponctuation*, ce qui n'est pas le cas pour la seconde.

Présence du cal et perforation des tubes, tels sont les deux points sur lesquels j'avais surtout à compléter les observations de MM. de Janczewski et Russow. Quant à la structure des tubes, je n'ai rien à dire qui n'ait été dit par les précédents auteurs. Je signalerai seulement les très remarquables tubes criblés des Cyathéacées, du *Cyathea medullaris* en particulier (fig. 22).

Dans le pétiole de cette plante, j'ai trouvé des tubes de 35 μ de diamètre, dont les cloisons dépassaient 700 μ de longueur, soit plus de 20 fois le diamètre du tube. Il en résulte que sur une grande partie de leur trajet ces cloisons, beaucoup plus minces d'ailleurs que les cloisons longitudinales, semblent

(1) Voir le paragraphe des *Communications protoplasmiques*, p. 211.

parallèles à ces dernières. C'est par centaines qu'on y peut compter les plages criblées, limitées par des tractus cellulosiques onduleux. Dans chaque plage on peut distinguer un certain nombre de centres autour desquels les pores se sont développés (fig. 22) (1).

C'est là la plus grande exagération de ce qu'on appelle les tubes du type *Vigne* (2).

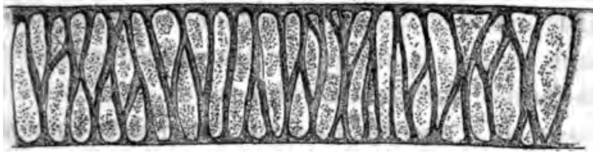


Fig. 22. — *Cyathea medullaris*, Pétiole. — Portion de cloison transversale de tube criblé (gross. 400).

Le lecteur trouvera dans le mémoire de M. Potonié (3) les indications bibliographiques relatives aux « fibres libériennes » (*Bastähnlichen Fasern*) des Cryptogames vasculaires. Ces éléments, que j'ai observés dans la tige du *Gleichenia polypodioides* et dans le pétiole des *G. hecistophylla*, *rupestris*, *circinata*, doivent être, à mon avis, considérés comme des tubes criblés lignifiés. Ils occupent la véritable position des tubes criblés (voir la figure 18), et les ornements de leurs parois sont exactement ceux de tubes criblés à l'intérieur desquels serait venu s'appliquer un dépôt ligneux.

LIMBE.

Division du sujet.

Le limbe nous offre à considérer :

1° Une *écorce* (parenchyme foliaire, mésophylle), limitée extérieurement par un *épiderme*;

2° Un ensemble de *stèles* qui, seules ou avec des épaississe-

(1) Georges Poirault, *Tubes criblés des Filicinées*, Comptes rendus, 27 juillet 1891.

(2) Lecomte, *Liber des Angiospermes* (*Ann. Sc. Nat.*, 7e série, X).

(3) Potonié, *loc. cit.*, p. 241-242.

ments sclérenchymateux de l'écorce surajoutés, constituent les nervures.

L'exposé qui va suivre comprend : A. Des considérations générales sur la structure de l'écorce ; comment on peut comprendre sa différenciation.

a. Quelques détails relatifs aux particularités de structure de l'épiderme (et de ses dépendances : stomates, sclérites), et de l'écorce.

B. Structure des stèles (correspondance des nomenclatures employées) ; variation de cette structure dans l'ensemble de la feuille ; terminaison des stèles.

a_1. Une série d'observations sur les points suivants :

1° Communications protoplasmiques, p. 210.

2° Cristalloïdes, p. 224.

3° Oxalate de calcium, p. 229.

4° Nodules siliceux des *Marattia* et *Angiopteris*, p. 240.

5° Bâtonnets intercellulaires, p. 243.

A. *Considérations générales sur la structure de l'écorce de la feuille.* — La feuille de l'*Hymenophyllum Malingii* présente une structure très remarquable (1). Sa section transversale a la forme d'une ellipse, dont le centre est occupé par une stèle très réduite, entourée d'une endoderme et d'une gaine relativement épaisse de cellules scléreuses largement ponctuées. Tout autour de ce massif scléreux, sont fichées de longues cellules à chlorophylle, papilleuses, complètement isolées les unes des autres, et de grands poils étoilés. Ces cellules à chlorophylle représentent tout le système assimilateur de la plante. C'est donc là un type tout à fait spécial. Partout ailleurs, chez les Fougères, les cellules vertes forment une lame continue, qui, dans la majorité des espèces d'Hyménophyllacées, est réduite à une seule assise, mais, chez beaucoup d'autres plantes de cette famille, et dans toutes les Polypodiacées, comprend plusieurs couches de cellules. La structure de cette lame foliaire peut être ramenée à deux types bien dis-

(1) Giesenhagen, *Hymenophyllaceen*, p. 449. — Flora, 1890.

tincts. Dans un premier, réalisé chez les Hyménophyllacées, et exceptionnellement chez les autres Fougères, les cellules sont intimement unies entre elles sans laisser de méats, et cette absence de méats est en rapport avec l'absence de stomates.

Dans un deuxième type, les cellules sont plus ou moins lâchement unies entre elles et les cavités aérifères qui les séparent communiquent avec l'extérieur par des stomates, généralement localisés sur la face opposée à celle qui regarde la tige.

Je ne m'arrêterai à la première structure, déjà connue depuis longtemps, que pour rappeler qu'elle n'est pas spéciale aux Hyménophyllacées; que M. Bower l'a déjà mentionnée dans l'*Asplenium resectum* (1), une Polypodiacée dont la spécification est douteuse; enfin que, tout récemment, M. Giesenhagen l'a rencontrée dans l'*Asplenium obtusifolium* (2). Ce n'est donc pas là un caractère de famille, mais un caractère d'espèce ou même de variété ne se montrant que dans des plantes vivant dans un air saturé d'humidité, sous une lumière très faible, c'est-à-dire dans des conditions qui sont celles des Hyménophyllacées, conditions auxquelles certaines Polypodiacées peuvent s'adapter. Dans ces lames cellulaires compactes, il n'y a de chlorophylle que dans les cellules les plus superficielles, parfois même dans une seule assise à la face supérieure (*Trichomanes Hildenbrandtii*) (3), les parties les plus profondes des tissus ne contenant souvent que des réserves.

En tous cas, dans ces cellules, les grains de chlorophylle sont appliqués directement contre la paroi externe.

Mais lorsque la plante ne croît plus dans ces conditions exceptionnelles, et doit à la fois se défendre contre la dessiccation et protéger sa chlorophylle contre l'action destructive de

(1) Bower, *The comparative examination of the meristems of Ferns, as a Phylogenetic study* (*Ann. of Botany*, vol. VIII, n° XI, 1889, p. 348).
(2) Giesenhagen, *Hygrophile Farne*. Flora, 1892.
(3) Giesenhagen, *Hymenophyllaceen*, p. 449.

la lumière, elle a recours à une autre disposition. Les grains de chlorophylle se retirent de la face externe et viennent s'appliquer sur les faces radiales et internes; mais comme là ils perdent le contact avec l'atmosphère, la plante se crée une atmosphère interne, qui n'est pas soumise aux mêmes vicissitudes que l'atmosphère extérieure, et réalise ainsi dans la profondeur de ses tissus des conditions qui se rapprochent de celles d'une Hyménophyllacée. Pour cela elle écarte ses cellules les unes des autres et forme des méats qui constituent un système de canalisation intérieure très complet et très varié, entraînant une augmentation considérable de la sur-



Fig. 23. — *Asplenium myriophyllum*, feuille, coupe transversale.

face assimilatrice. Cette disposition offre donc aux grains de chlorophylle, non seulement un abri contre une lumière trop vive, mais aussi le contact avec une atmosphère incessamment renouvelée et maintenue à un degré d'humidité convenable par le jeu régulier des stomates.

L'exemple le plus simple de cette structure, qu'on pourrait appeler *méatique* par opposition à la première qui serait dite *compacte*, nous est offert par un *Asplenium* de Cuba distribué par Wright sous le n° 1092 (ce serait une forme jeune de l'*Asplenium myriophyllum* Presl. ?), plante qui rappelle un peu, par sa lame pellucide, une Hyménophyllacée, mais qui en diffère absolument par sa structure interne (fig. 23). Le limbe ne comprend que deux couches de cellules ; les cellules aplaties qui forment la face inférieure sont intimement unies entre elles, mais les cellules cupuliformes de la couche supérieure, qui constituent à elles seules plus des deux tiers de l'épaisseur du limbe, ne sont unies latéralement que sur une petite partie de leurs cloisons radiales. Il en résulte que toute la feuille est creusée de méats, qui communiquent avec le dehors par de rares stomates situés

à la face inférieure. — Mais le plus souvent la structure présente une complication plus grande, par suite de l'augmentation de nombre des couches de cellules chlorophylliennes, qui est de trois à quatre dans la majorité de ces Polypodiacées à feuilles très minces (*Aspidium dissectum*, *Gymnogramme pumila*, *Asplenium Mannii*, etc.).

Toutes les cellules contiennent de la chlorophylle, aussi bien dans la couche limitante que dans les assises plus profondes.

La forme de ces cellules qui constituent le parenchyme foliaire est très variable, mais on peut se faire une idée complète de l'ensemble de ces variations en partant des considérations suivantes.

Une cellule de feuille de Fougère est typiquement une cellule cylindrique allongée dans le plan du limbe. Les décollements de membranes qui se produisent entre ces cellules et qui donnent naissance aux méats sont plus ou moins étendus suivant les cas, mais vont toujours en augmentant de la face supérieure à la face inférieure où se trouvent les stomates. On peut donc suivre la transformation graduelle de l'élement cylindrique primitif en une cellule rameuse à bras de plus en plus longs. Dans bien des cas, tout le parenchyme est formé de cellules semblables; mais ailleurs, on voit celles situées vers la face supérieure, à commencer par l'assise limitante externe, présenter une réduction dans le sens de la longueur. La cellule se ramasse pour ainsi dire, réduit la longueur de ses bras latéraux, ses bras inférieurs subsistant seuls et venant rejoindre les bras supérieurs des cellules sous-jacentes. Puis, la réduction des bras latéraux continuant, elle se transforme en une cellule cylindrique, ou à peu près, allongée non plus dans le sens longitudinal, mais perpendiculairement au plan de la feuille (1). Les bras latéraux ont

(1) C'est la forme bien connue des cellules palissadiques. Cette disposition semble en contradiction avec ce que nous avons dit précédemment de la tendance qu'a la plante à augmenter son atmosphère interne. La chose s'explique par ce fait que les cellules sont le plus exposées à la lumière, que par conséquent les grains de chlorophylle doivent prendre la position

complètement disparu, les cellules se serrant les unes contre les autres en laissant entre elles des méats assez petits comparés à ceux du parenchyme sous-jacent, et les bras inférieurs viennent comme précédemment établir la relation avec les cellules inférieures. En résumé, augmentation graduelle des méats de la surface supérieure à la face inférieure, tendance au redressement des cellules supérieures perpendiculairement à la surface : tels sont les deux traits principaux de la structure de la feuille.

Mais, si chez beaucoup de Fougères (*Asplenium cultrifolium*, *Trichomanes*, *lanceolatum*, *Fadyenia prolifera*), l'assise supérieure ne diffère pas des cellules sous-jacentes au point de vue du contenu chlorophyllien, il n'en est pas partout de même et, dans un nombre considérable de cas, il s'isole à la face supérieure une assise d'où la chlorophylle disparaît partiellement ou en totalité. En même temps, les cellules externes perdent la forme en creuset qu'elles avaient précédemment (*Hemionitis palmata*, *Asplenium marinum*) ; leurs parois radiales se soudent dans toute leur longueur, puis ces parois s'épaississent plus ou moins, en un mot, il se fait un *épiderme*, dont nous signalerons plus loin les différentes particularités.

Ce phénomène de spécialisation d'une assise peut se répéter sur la couche sous-jacente et même sur plusieurs assises. Il se constitue alors ce qu'on a appelé un hypoderme et ce que M. Van Tieghen désigne (comme dans la racine et dans la tige) sous le nom d'*exoderme*. Cet exoderme distinct

de profil (voir plus loin). Or ces grains se disposent dans le plasma pariétal à plat comme des galets au fond d'un ruisseau. Cette nécessité entraîne le développement de la cellule parallèlement à la direction des rayons lumineux, c'est-à-dire perpendiculairement à la surface du limbe. Le système palissadique n'est donc pas en contradiction avec ce que nous avons dit de l'atmosphère interne. Sa production est dans certains cas une nécessité physiologique tellement impérieuse qu'il y a une relation directe entre la puissance de son développement et l'intensité lumineuse à laquelle la feuille est soumise (Stahl, Dufour). D'autre part, l'intensité relativement faible de la lumière dans les couches profondes du tissu, détermine la position frontale des grains et par conséquent le développement longitudinal des surfaces destinées à les soutenir, c'est-à-dire du corps et des bras de notre cellule cylindrique.

se montre dans des feuilles de structures très différentes, aussi bien dans celles où les cellules sont toutes allongées dans le plan de la feuille, que dans celles où il y a des palissades, ou dans ces cas intermédiaires où les cellules sont isodiamétriques. Il ressemble à l'épiderme par l'absence complète de chlorophylle, l'étroite union de ses cellules les unes avec les autres. S'il reste mince dans beaucoup de cas (*Platycerium*), ailleurs l'épaississement de ses membranes peut dépasser de beaucoup celui des cellules épidermiques (*Pterozonium*).

Nous avons précédemment comparé les conditions d'atmosphère interne de la feuille aux conditions extérieures qui sont celles des Hyménophyllacées. Mais tandis que l'Hyménophyllacée est passive vis-à-vis de son milieu, qu'elle meurt dès que l'air devient moins humide et la lumière plus intense, la plante à parenchyme méatique a plus de ressources pour se défendre. Elle peut, en effet, en fermant ses stomates, conserver à son milieu gazeux intérieur une humidité convenable. De plus, en épaississant en tout ou en partie les parois des cellules qui limitent ses méats, elle peut diminuer d'autant sa perte d'eau par évaporation interne. C'est du moins à cela que semblent correspondre ces épaississements du parenchyme lacuneux si visibles dans les *Jamesonia*, le *Pterozonium reniforme*, les *Davallia* de la section *Eudavallia*, beaucoup de Cyathéacées, etc., etc. Dans le *Pterozonium*, le parenchyme palissadique supérieur n'est pas lignifié, mais tout le reste du tissu se colore par le phloroglucine et l'acide chlorhydrique. Ailleurs, la plante paraît assurer sa distribution d'eau intérieure par l'adjonction d'un système qui, tout en étant par la structure de ses éléments très différent de ce que M. Van Tieghem a appelé tissu d'irrigation dans la feuille des *Podocarpus*, semble répondre au même but. Dans l'*Acrostichum aureum* par exemple, dont la feuille très coriace est pourvue d'un épiderme à parois minces cellulosiques, mais d'un exoderme à membranes épaisses lignifiées, on voit, dans le plan moyen du limbe, venant se rattacher aux cellules épaisses de la gaine peristélique, un réseau de cellules à parois minces

faiblement lignifiées et pourvues de ponctuations très nombreuses et de formes très variées. Chacune de ces cellules prise isolément est une cellule rameuse dont tous les bras sont dans un même plan et viennent s'unir à ceux des cellules congénères. Leur ensemble forme donc un réseau à mailles très larges, à travers lesquelles les gaz peuvent circuler facilement et monter entre les éléments situés à la face supérieure. Si le tissu d'irrigation était formé de cellules étroitement unies les unes aux autres, les méats de la partie supérieure de la feuille se trouveraient isolés de toute communication avec le dehors, les stomates étant localisés à la face inférieure où, soit dit en passant, ils sont particulièrement nombreux (1).

(1) Le lecteur trouvera dans le *Journal de Botanique* de 1887 un bon article de M. Dufour, intitulé : *Les récents travaux sur le tissu assimilateur des plantes*. C'est un résumé des différentes interprétations de la structure de la feuille, proposées dans ces dernières années par M. Stahl et par M. Haberlandt (pour ce dernier auteur voir aussi *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringheim's Jahrb.*, t. XIII, 1881, p. 74, et *Physiologische Pflanzenanatomie*, p. 180). — M. Stahl reprenant et généralisant les résultats déjà mentionnés par M. Böhm, puis par MM. Famintzin et Borodin (on trouve la bibliographie dans Pfeffer : *Pflanzenphysiologie*, t. II, p. 397), sur les mouvements des grains de chlorophylle, constate que dans une cellule les grains font face aux rayons incidents lorsque la lumière est faible, tandis qu'ils prennent une position de profil lorsque la lumière est plus forte. Il en résulte que des cellules profondes du limbe, qui reçoivent une lumière faible, peuvent s'allonger dans le plan de la feuille, parallèlement aux deux faces, et disposer leurs corps chlorophylliens face aux rayons lumineux.

Partant de cette donnée que l'énergie assimilatrice des plantes est proportionnelle à la quantité de chlorophylle qu'elles contiennent, M. Haberlandt admet que la plante doit tendre à augmenter autant que possible le développement de ses surfaces chlorophylliennes (*Principe des surfaces chlorophylliennes maxima*) ; d'autre part, il importe que les produits de l'assimilation soient enlevés des cellules le plus rapidement possible (*Principe de l'enlèvement des produits par le plus court chemin*). M. Haberlandt ne nie pas le fait du déplacement des grains de chlorophylle, seulement il n'en tire aucun parti pour expliquer la disposition des éléments de la feuille, et il cherche plutôt à trouver des exceptions à cette règle de position des grains : profil au soleil, face à l'ombre, énoncée par M. Stahl. Alors, c'est par la direction des courants diffusifs, débarrassant les cellules de leurs produits d'assimilation qu'il veut expliquer les contradictions entre les faits et la règle de M. Stahl. Il y a, dit-il, des grains de chlorophylle sur les parois qui ne sont pas traversées par un courant de substances, il n'y en a pas sur celles par où passent les produits de l'assimilation.

a. *Structure de l'épiderme et de l'écorce*(1). — Chez les Dicotylédones, on observe souvent une différence notable entre l'épiderme de la face supérieure et celui de la face inférieure; dans le premier, les cloisons radiales sont rectilignes; elles sont plus ou moins onduleuses dans le second. Chez les Fougères, la différence est beaucoup moins tranchée; et si, pour l'ordinaire, les ondulations sont plus marquées à la face inférieure, la disposition inverse peut se rencontrer (*Platyzoma*). Les feuilles plus ou moins charnues et

Expliquer une structure, c'est indiquer quelle est la cause, ou quelles sont les causes internes ou externes qui la déterminent. Or à, propos de ce parenchyme de feuille, que voyons-nous? une cause déterminante très nette : la nécessité pour la plante de faire prendre à ses grains de chlorophylle une position en rapport avec l'intensité lumineuse la plus habituelle. La direction des grains détermine donc la direction des membranes cellulaires, et par conséquent la forme des cellules. D'autre part, les considérations précédemment introduites sur l'atmosphère interne, combinées avec ce principe de l'orientation des grains, nous permettent, je crois, d'expliquer d'une façon plus satisfaisante la structure du parenchyme foliaire.

Ainsi, à mon avis, c'est pour être au contact de l'atmosphère interne qu'il y a des grains de chlorophylle à l'extrémité des cellules qui forment le plancher de la chambre sous-stomatique du *Brassica Napus* (voir Dufour, *loc. cit.*, p. 67). C'est par la même raison qu'on peut expliquer la disposition du *Scilla bifolia*, signalée par M. Haberlandt comme contraire à la règle de M. Stahl (voir Dufour, *loc. cit.*, p. 67, fig. 3). La position des grains est bien, en pareil cas, celle voulue par la théorie de l'auteur de l'*Anatomie physiologique;* mais elle s'explique mieux, ce me semble, en disant que c'est pour être au contact de l'atmosphère interne qu'il y a des grains dans la fourche de cet Y constitué par les trois palissades (car ce qui se trouve au-dessus de la cellule qui fait le pied de l'Y, ce n'est pas une cellule, mais un méat).

A mon avis, c'est parce que les membranes considérées par M. Haberlandt comme les surfaces de filtrage des matériaux élaborés ne sont pas en contact direct avec l'atmosphère interne qu'elles sont dépourvues de chlorophylle. Ces membranes ne se sont pas débarrassées de chlorophylle *pour* laisser passer les produits; c'est *parce que* la lumière et l'atmosphère interne les attirant d'un côté ou d'un autre, ont déterminé l'orientation des grains qu'il y a des parois dépourvues de chlorophylle.

Enfin, si le lecteur veut bien se reporter au Mémoire précédemment cité par M. Haberlandt (*Vergleichende Anatomie*, etc.), il verra (par exemple, Pl. III, fig. 4, 5, 10 et 18, et Pl. VIII, fig. 11 et 13) que ces voussures des membranes, considérées par l'auteur comme destinées à augmenter la surface chlorophyllienne — ce que j'admets parfaitement — sont creuses, et que par conséquent les grains qui les couvrent sont en contact avec l'atmosphère interne.

(1) Axel Vinge, *Bidrag til Kannedom om ormbunkarnes Bladbyggnad*, Lund 1889. Je n'ai, à mon grand regret, pu lire ce mémoire, écrit en langue suédoise.

à cuticule épaisse présentent ces mêmes caractères de l'épiderme aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure (1).

L'épiderme des Fougères offre cette particularité que, dans un grand nombre d'espèces (*Didymochlæna*, *Asplenium cultrifolium*, *Lastræa Klotzschii*, *Aspidium Forsteri*), il ne se distingue de la couche corticale sous-jacente que par les ondulations des parois radiales et par un très faible épaississement des parois externes de ses cellules, qui renferment de la chlorophylle. Les cellules de l'épiderme présentent parfois sur toute l'étendue d'une face foliaire la même structure (*Lindsaya trapeziformis*, *Allosorus crispus*, *Cyrtomium falcatum*, *Phlebodium venosum*, *Antrophyum ensiforme*); ailleurs, l'épiderme qui recouvre les nervures a une structure différente; il est formé de cellules très peu ondulées ou même presque rectilignes, allongées suivant le trajet des faisceaux (*Davallia polyantha*, *Microlepia hirta*, *Dicksonia anthriscifolia*, *Cystopteris fragilis*, *Llavea cordifolia*, *Jamesonia imbricata*, *Gymnogramme elongata*, etc., etc.). Cet épiderme, qui peut être dit *hétérogène*, est beaucoup plus répandu que le premier, qu'on peut appeler *homogène*. Beaucoup de Gleichéniacées, le *Davallia canariensis*, etc., nous offrent des passages entre ces deux formes extrêmes. Chez ces plantes, on ne trouve que çà et là au-dessus des nervures une ou deux cellules allongées, tandis que sur le reste de la face les parois sont plus ou moins sinueuses. De plus, quand on se rapproche du point de terminaison des nervures, on voit, à la face supérieure, les cellules épidermiques perdre peu à peu leurs sinuosités et c'est très souvent sous un massif de cellules à parois rectilignes que se fait la terminaison. Tantôt ces cellules se rapprochent par leur taille des cellules environnantes (*Blechnum spicant*, *Mertensia*, etc.), tantôt elles sont beaucoup plus étroi-

(1) Pour l'interprétation mécanique de cette disposition, voir : Westermaier, *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, t. XIV, p. 75. — Haberlandt, *Physiologische Pflanzenanatomie*, p. 72. — Benze, *Anatomie d. Blattorgane einiger Polypodiaceen Inaug. Diss.* Berlin, 1887, p. 10 et 11. — P. Vuillemin, *Subordination des caractères anatomiques de la feuille dans le Phylum des Anthyllis*. Nancy, 1892, p. 155.

tes (*Scolopendrium*, *Didymochlæna*). Nous aurons d'ailleurs occasion de revenir sur ces plages épidermiques en parlant de la terminaison des stèles. A ce propos, nous verrons que lorsque cette terminaison se fait dans l'épaisseur même du parenchyme, et non vers la face supérieure, l'épiderme ne subit pas de différenciation spéciale.

Les cellules épidermiques sont en général aplaties et plus fortement épaissies sur leurs faces externes que sur leurs faces radiales ou internes. L'épaisseur de ces parois externes est fort variable; parfois assez minces (*Didymochlæna*, *Acrostichum crinitum*), elles sont ailleurs fort épaisses (*Polypodium phyllitidis*, *Polyp. lucidum* (1)), et, dans l'immense majorité des cas, ces épaississements sont plus développés à la partie supérieure du limbe (*Polypodium lingua*, *Scolopendrium*, *Alsophila*, etc.); parfois (*Balantium antarcticum*), on observe la disposition inverse, et c'est à la face inférieure de la feuille que l'épiderme est plus épais. Assez rarement l'épiderme porte des ponctuations sur ses faces externes ; citons cependant à ce propos les *Drymoglossum* où ces ponctuations arrondies ou elliptiques sont très grandes et très nombreuses. Dans l'*Actiniopteris radiata*, l'épiderme supérieur porte des épaississements spiralés limitant de véritables ponctuations allongées. Les parois radiales sont rarement rectilignes (*Ochropteris*, *Actiniopteris radiata*) ; le plus souvent elles sont onduleuses (*Scolopendrium brasiliense*, *Antrophyum ensiforme*, *Monogramma*, etc.), flexueuses (*Alsophila excelsa*, *Davallia canariensis*, *Woodsia ilvensis*, etc.), ou sinueuses (*Woodwardia radicans*, *Asplenium Nidus*), avec des épaississements aux angles ou aux sinus (*Pellæa flexuosa*, *Scolopendrium nigripes*, etc.).

Dans l'*Acrostichum præstantissimum*, les parois radiales sont presques rectilignes, et, l'on voit çà et là à la face supérieure, au point ou deux parois se rencontrent, un gros épaississement collenchymatoïde.

(1) Benze, *Blattorgane einiger Polypodiaceen*, p. 14.

Les parois internes des cellules épidermiques sont généralement minces. Cependant, dans quelques espèces (*Acrostichum brevipes*, etc.), la face interne s'épaissit presque autant que la face externe.

Je n'ai que fort peu de choses à dire des *stomates*, constitués, comme d'ordinaire, par deux cellules réniformes accolées circonscrivant l'ouverture. Ces cellules contiennent un gros noyau, un protoplasme abondant, et, alors même que le reste du tissu en est dépourvu, de l'amidon. Je n'y ai jamais rencontré ni cristalloïdes (intra ou extranucléaires), ni oxalate de calcium. — Les stomates sont particulièrement nombreux dans certaines Cyathéacées (*Cibotium Schiedei*) et Gleichéniacées (*G. hirta*), où presque toutes les cellules épidermiques sont stomatifères.

Les plus grands stomates connus se trouvent chez le *Kaulfussia*, les plus petits que j'aie rencontrés chez les Fougères sont ceux du *Gleichenia speluncæ*. — Au point de vue de leurs situations dans la cellule, ces stomates peuvent se rapporter à 2 types : 1° ils sont isolés au milieu de la cellule (*stomata libera*, *Prantl*) ; 2° ils sont appliqués contre une cloison (*stomata applicata*, *Prantl*). Le premier type se rencontre dans l'immense majorité des Fougères et le second est infiniment plus rare que les traités didactiques ne le laissent croire, car en dehors de certains *Anemia* (1) (23 *Euanemia*, 1 *Anemiorhiza*) et de quelques *Polypodium* (*P. lingua*, *P. loriforme*, etc.), je ne l'ai rencontré que dans le *Monogramme linearis* Klf. — (qu'il caractérise peut-être? En tous cas, les autres *Monogramme* cités plus loin à propos des sclérites ont des stomates appliqués).

La cellule stomatique étant, dans beaucoup de ces espèces, presque aussi grande que celle dans laquelle elle est découpée comme à l'emporte-pièce, la disposition n'est pas toujours très facile à voir, surtout lorsque les membranes sont épaissies.

(1) Prantl, *Schizeaceen*.

Le niveau d'insertion du stomate dans la cellule épidermique est variable. Ce stomate s'attache tantôt vers le haut (*Actiniopteris*, *Alsophila excelsa*, *Oleandra ciliata*), tantôt vers le milieu (*Asplenium Halleri*, *Nidus*, *varians*), tantôt vers le bas. Quand les cellules épidermiques sont bombées ou papilleuses, les cellules stomatiques sont beaucoup moins hautes et s'attachent alors vers le milieu ou vers le bas (*Polyp. lingua*).

Pour les raisons que j'ai dites plus haut (voir le paragraphe relatif aux écailles de la tige), je rattacherai l'étude des productions épidermiques à celle de l'appareil sécréteur qui fera l'objet d'un autre Mémoire, et, comme dépendance de l'épiderme, je ne m'occuperai ici que des *sclérites*. Ces productions ne sont pas fréquentes chez les Fougères. M. Kohl (1) les a indiquées dans les genres *Vaginularia*, *Vittaria*, *Antrophyum*. A propos de l'*Adiantum delicatulum* Mart., M. Giesenhagen (2) signale la présence de sclérites chez diverses espèces du même genre. Dans tous les cas, ces sclérites allongées, terminées en pointe aux deux extrémités, qui se montrent mêlées, en nombre plus ou moins grand, aux cellules épidermiques, ne paraissent pas se ramifier. Elles ont une membrane épaisse imprégnée de silice (3), un protoplasme pariétal peu abondant et un noyau.

Tous les *Vittaria* et *Antrophyum* que j'ai examinés avaient de semblables sclérites (4). Quant au genre *Vaginularia*, créé

(1) Kohl, *loc. cit.*, p. 201.

(2) Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.

(3) Kohl, *loc. cit.*

(4) Certains *Polypodium* ressemblent beaucoup comme aspect extérieur aux *Vittaria*. Même en l'absence de fructifications, il sera toujours possible de distinguer ces plantes génériquement. Les *Vittaria* ont des sclérites dans l'épiderme de la tige et de la feuille ; le système conducteur de la tige forme un tube qui s'ouvre à chaque nœud pour laisser partir les stèles destinées à la feuille. A l'intérieur de ce tube ou de cette gouttière, le liber présente souvent une réduction très remarquable (voir plus haut). D'autre part, je ne connais pas de *Polypodium* ayant des sclérites dans l'épiderme de la feuille ou de la tige, et dans ces espèces à aspect de *Vittaria*, la tige a des stèles distinctes et séparées, et ces faisceaux de sclérenchyme brun signalés précédemment.

par Fée pour une plante des Philippines, il n'est généralement pas adopté, et l'espèce unique qui le constitue est rattachée aux *Monogramme*. De ces plantes les unes ont des sclérites (*M. linearis* Klf., *M. Junghuhnii* Hk. (*Diclidopteris tenuissima* Brack.), *M. trichoidea*), d'autres en sont dépourvues (*M.* (*Cochlidium*) *graminoides* et *M.* (*Pleurogramme*) *immersa*) (1).

M. Baker maintient dans le *Gymnogramme* une espèce placée dans ce genre par Sprengel, mais pour laquelle J. Smith a fait le genre monotype *Hecistopteris* (1839), qu'il rapproche des *Monogramme* parce que, dit-il, dans certains cas la fronde est monosore. La présence de sclérites dans l'*Hecistopteris pumila* J. Sm. semble encore justifier ce rapprochement.

Il n'y a certainement pas un genre de Fougères qui se prête aussi bien que les *Adiantum* à l'étude des diverses manières d'être de l'appareil de soutien de la feuille. En effet, dans ce groupe, si homogène au point de vue systématique, on voit la structure varier dans des limites très étendues et l'histoire du stéréome de la feuille y est particulièrement instructive, car elle résume à peu près toutes les combinaisons possibles de stéréome se rattachant à l'appareil tégumentaire et à l'appareil conducteur. — 1° Un premier type se distingue par la présence d'une file de sclérites développées dans l'épiderme inférieur au-dessous de la nervure (*Ad. Hewardia* Kze, *A. venustum* Don, *A. monochlamys* Eaton, *A. Davidii* Franchet). Beaucoup plus rarement, semble-t-il (*A. Shepherdi* Hook.), cette traînée unique de sclérites se développe au-dessus de la nervure dans l'épiderme supérieur et, en général, on peut dire que, quand il n'y a de sclérites que sur une face et que ces sclérites suivent les nervures, elles sont localisées à la face inférieure; 2° Mais la disposition qui paraît la plus fréquente est celle des *A. Balfouri*, *chilense* Klf., *Schweinfurthi* Kuhn, *A. caudatum*, *A. Peruvianum* Klotzsch, *A. Mettenii* Kuhn; là, les sclérites

(1) Faute de matériaux convenables je n'ai pu vérifier si, comme je le crois, tous les *Eumonogramme* admis par M. Baker (Synopsis, p. 375) ont des sclérites. Au point de vue des sclérites, le *M.* (*Cochlidium*) *graminoides* Baker, doit être exclu de cette première section et rattaché aux *Pleurogamme*, ce que fait d'ailleurs J. Smith (*Historia Filicum*, 1877, p. 178).

se montrent à la fois au-dessus et au-dessous des nervures.

3° Ailleurs (*A. microphyllum* Kaulf., *A. nigrescens* Fée, *A. Kaulfussii* Kze.), à ce premier système de sclérites suivant les nervures s'en adjoint un autre développé en dehors des nervures. Mais là, ces éléments ne forment plus une traînée continue; ils sont épars et toujours allongés dans le sens de la direction de croissance de la feuille; en aucun cas ils ne sont disposés transversalement.

4° Dans l'*A. pulverulentum* L., *A. crenatum* Willd., *A. villosissimum* Mett., les sclérites qui suivaient les faisceaux disparaissent à la face supérieure, où subsiste seul le système extra-nervillaire, tandis qu'à la face inférieure les deux systèmes sont bien développés.

5° Dans un nombre très notable d'espèces (*A. grossum* Mett., *A. dolosum* Kze., *A. phyllitidis* J. Sm., etc.), il n'y a plus de sclérites correspondant aux nervures et les sclérites extra-nervillaires constituent, avec les gaines plus ou moins épaissies des stèles, l'appareil de soutien de la feuille (1).

6° Enfin, dans un dernier type (*A. deltoideum* Swartz, *A. subcordatum* Sw., *A. tomentosum* Klotzsch), il semble que l'appareil de soutien, que nous avons vu peu à peu abandonner le trajet des nervures pour se répandre sur toute la feuille, se résolve pour ainsi dire en la monnaie de toutes ces sclérites éparses sur l'épiderme, et, se partageant également entre toutes ces cellules épidermiques, se présente dans chacune d'elles sous la forme d'un épaississement des parois externes.

L'*écorce* de la feuille est généralement formée de cellules à membranes assez minces et cellulosiques. Cependant, on observe parfois des épaisissements surtout dans les cellules de l'écorce lacuneuse (*Schwammparenchym*) (*Davallia pentaphylla*, etc.). Dans certains *Polypodium* (*P. thyssanolepis*,

(1) La structure des gaines entourant les stèles (*Bastscheide*) varie beaucoup d'une espèce à une autre, et les caractères qu'on en peut tirer, combinés à ceux que nous donne le mode de distribution des sclérites, et à diverses autres particularités anatomiques, peuvent aider à la distinction de certaines espèces. Les *Lindsaya*, qui par leur port rappellent les *Adiantum*, semblent dépourvus de sclérites.

lanceolatum, *longifolium*, etc.), les zones de contact des cellules palissadiques portent des épaississements très marqués, où sont ménagées de distance en distance des ponctuations rondes ou elliptiques assez larges. Le plus souvent il n'y a que deux séries longitudinales de ces ponctuations; mais ailleurs, lorsque les cellules se touchent par une surface plus grande, on trouve jusqu'à cinq ou six séries longitudinales de ponctuations (fig. 24). Nous avons déjà signalé la lignification des membranes dans le *Pterozonium reniforme;* ce fait est exceptionnel. Dans divers *Aspidium*, on trouve dans l'écorce du limbe de grands poils sécréteurs, sur lesquels nous reviendrons dans un travail ultérieur.

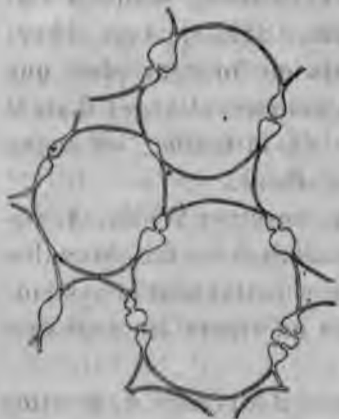


Fig. 24. — *Polypodium thysanolepis* — Cellules palissadiques coupées transversalement.

1° Les *communications protoplasmiques intercellulaires* ont été, dans ces dernières années, l'objet de recherches attentives. D'observations déjà nombreuses il résulte que, loin d'être isolés, les contenus cellulaires sont réunis par de fines trabécules passant à travers la membrane. Ces communications se voient non seulement entre les diverses cellules d'un même tissu, mais entre des éléments de tissus différents. M. Terletzki (1) a, le premier, décrit ces communications dans l'écorce de la racine du *Struthiopteris germanica*.

Il n'est pas dans mon intention de refaire ici l'historique de la question; le lecteur pourra le constituer entièrement avec les mémoires de M. Klebs (2) et de M. Kienitz-Gerloff (3), qui contiennent, par ordre de date, les indications bibliogra-

(1) Terletzki, *loc. cit.*, p. 471.

(2) Klebs, *Botan. Zeitung*, 1884, p. 443.

(3) Kienitz-Gerloff, *Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeselementen in d. Pflanze* (*Bot. Zeit.*, 1891, p. 1).

phiques relatives aux divers mémoires (Thuret et Bornet, 1878; Frommann, 1879-84; Tangl, 1880; Gardiner, 1882; Hilhouse, 1883-84; Russow, 1883; Schaarschmidt 1884; Terletzki, 1884, Olivier, 1885; Klein, 1888; Overton, 1889; Haberlandt, 1890; etc.); je ferai seulement remarquer que l'idée des communications protoplasmiques est presque aussi ancienne dans la science que celle de la structure cellulaire; car Bernhardi (*Beobachtungen über Pflanzengefässe*, Erfürt 1805), dit en propres termes: « Nous devons nous demander si les cellules sont en communication les unes avec les autres et quelle est la nature de cette communication. Beaucoup d'observateurs semblent croire qu'en certaines places, la paroi cellulaire manquant complètement, les contenus peuvent passer d'une cellule à une autre; mais dans l'immense majorité des cas, il n'en est certainement pas ainsi. Force nous est donc d'admettre, ou bien que les points sombres observés par Mirbel sur la paroi correspondent à ces ouvertures, ou bien, que leur ténuité excessive ne permet pas de les apercevoir, même avec les plus forts grossissements. La première hypothèse est la moins vraisemblable..... » Mais ceci n'est qu'une induction, et la priorité d'observation du fait de perforation des membranes par le protoplasma paraît revenir à Hofmeister, ainsi qu'il résulte de notes manuscrites de cet observateur mentionnées par M. Zimmermann. A une date indéterminée, mais certainement antérieure aux travaux de M. Tangl, Hofmeister aurait, sans réactif aucun, et à l'aide d'instruments notablement plus imparfaits que ceux dont nous disposons, observé des perforations dans les places amincies des parois cellulaires de l'endosperme du *Phytelephas macrocarpa* et du *Raphia tædigera* (1). Ceci soit rappelé sans vouloir enlever à M. Tangl le mérite de son mémoire sur l'endosperme des *Strychnos* et de certains Palmiers (2).

(1) Zimmermann, *Beiträge z. Morphologie u. Physiologie der Pflanzenzelle*, Heft I, p. 1 (Tübingen, 1890).

(2) Eduard Tangl, *Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des*

Je ne m'étendrai pas sur les méthodes de technique permettant de mettre ces communications en évidence, pour lesquelles je renverrai encore le lecteur au beau mémoire de M. Kienitz-Gerloff. Dans plusieurs cas, j'ai pu faire apparaître ces filaments sans gonfler la membrane en colorant par l'éosine le plasma préalablement fixé par l'eau iodée, mais la coloration se fait alors avec une extrême lenteur. Il faut laisser les coupes pendant plusieurs jours dans la solution d'éosine, pour que le réactif pénètre. Ce n'est donc pas un moyen d'investigation, mais un procédé de vérification que ces canalicules existent bien normalement, et ne se sont pas produits au cours des manipulations assez brutales auxquelles il faut nécessairement recourir pour en faire une étude complète (fig. 25). Car, ces filaments de communication sont très ténus pour l'ordinaire; les plus gros, observés par M. Kienitz-Gerloff, ne dépassant pas 3 μ (*Thuidium*). Après cette Mousse, nous verrons que, conformément aux faits observés par le précédent auteur dans le *Polypodium vulgare*, c'est dans les Fougères qu'il faut aller chercher les plus gros. Dans la plupart des cas, un grossissement de 500 à 600 fois suffit à les étudier et, dans les cas favorables, un grossissement de 150 à 180 fois suffit à les apercevoir.

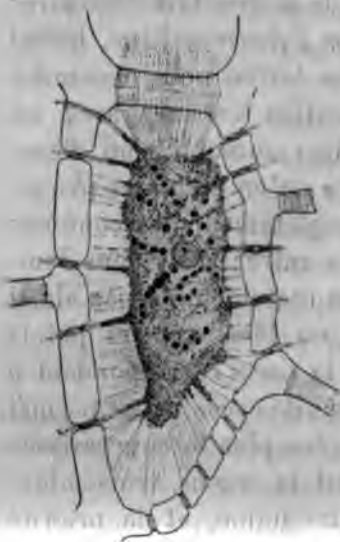


Fig. 25. — *Marattia Brongniartii.* — Vue d'ensemble d'une cellule de l'écorce du pétiole, montrant le contenu cellulaire rétracté et les canalicules traversant la membrane (Gross. 680).

Endosperms einiger Samen (*Pringsheim's Jahrb.*, t. XII, 1879-81). De toute façon, c'est à MM. Thuret et Bornet que reviendrait la priorité incontestée de l'observation des perforations dans les Floridées, les *Etudes phycologiques* datant de 1878.

Un des objets se prêtant le mieux à l'étude de ces communications protoplasmiques est l'écorce de la racine de l'Ophioglosse ; elles y sont extrêmement nombreuses, si elles ne sont pas très grosses, et, contrairement à ce qui arrive dans beaucoup de cas, les réactifs colorants les pénètrent avec facilité, et l'on peut étudier sans peine la structure de la membrane et le mode de répartition de ces canalicules.



Fig. 26. — *Ophioglossum vulgatum*. — Racine, portion de cloison longitudinale d'une cellule de l'écorce montrant, vue de face, la répartition des communications protoplasmiques (Gross. 560).

M. Baranetzki (1) a fait, le premier, une étude approfondie du mode d'épaississement des parois des éléments parenchymateux ; il a montré que dans la membrane primitive de composition chimique inconnue, mais non cellulosique, la cellulose apparaît non pas comme un dépôt homogène imprégnant uniformément la paroi, mais sous forme de cordons séparés, se croisant de manière à constituer un réseau à mailles plus ou moins étroites. Ces travées cellulosiques ne sont pas situées dans un même plan, mais superposées en nombre d'autant plus grand que la membrane est plus épaisse. D'une manière générale les mailles du réseau portent le nom de *ponctuations* (2).

(1) Baranetzki, *Épaississement des parois des éléments parenchymateux* (*Ann. d. Sc. nat.*, VII[e] série. *Botanique*, t. IV, 1886).

(2) Ce terme a une valeur toute relative, qu'il conviendrait peut-être de fixer suivant les cas. Ce qui est ponctuation, c'est-à-dire place mince dans une membrane d'épaisseur donnée, comporte d'autres places plus minces par rapport auxquelles les premières sont en saillie. L'étendue et la forme de ces ponctuations sont fort variables : les plus petites, à contour circulaire, elliptique ou légèrement réniforme, dans le fond desquelles les plus forts grossissements ne laissent pas apercevoir de réseau, pourraient être dites ponctuations *isolées ;* l'assemblage de plusieurs de ces ponctuations venant à se toucher sans se fusionner constituerait une ponctuation *agrégée*. Vue à plat, une semblable ponctuation montre un fond sillonné de raies plus ou moins larges, dont chacune correspond à une des travées cellulosiques précédemment mentionnées.

M. Kienitz-Gerloff (1) a repris les observations de M. Baranetzki sur la structure et le mode d'épaississement de la membrane. En traitant les coupes (préalablement débarrassées de leur protoplasma par l'eau de Javel) par le chloroiodure de zinc, ou mieux par l'acide acétique à 1/2 p. 100, puis par le bleu de méthylène, on colore très facilement les filaments cellulosiques. C'est par ces procédés que M. Kienitz-Gerloff a étudié les ponctuations dans les membranes du Gui. Dans cette plante, où M. Baranetzki n'avait signalé que des pores isolés, cet auteur a décrit des ponctuations agrégées; et, de ce fait qu'au point où deux travées cellulosiques se joignent, on n'observe pas une coloration plus intense, comme cela devrait être si ces travées étaient superposées, il conclut, contrairement à ce qu'avait dit M. Baranetzki, qu'elles sont dans le même plan, et que leur dépôt au lieu d'être successif est simultané. Le but de M. Kienitz-Gerloff, en étudiant la membrane, est évidemment de préciser l'emplacement des perforations dans les ponctuations. Ces perforations peuvent-elles être vues de face? Voici ce qu'il dit à ce propos : « Si la lamelle moyenne, qui constitue la partie non épaissie de la membrane formant le fond de la ponctuation, se colorait avec le chloroiodure de



Fig. 27. — *Asplenium prolongatum.* — Pétiole; communications protoplasmiques entre les cellules de l'écorce externe (Gross. 550).

C'est bien à dessein que je n'emploie pas ici le terme de ponctuation simple (*einfacher Tüpfel*), qui doit être réservé pour être opposé à ponctuation aréolée (*Hoftüpfel*).

(1) *Loc. cit.*, p. 35.

zinc, les ouvertures apparaîtraient en clair sur le fond bleu général; mais, comme ce n'est pas le cas, l'ouverture n'est pas distincte, quand on regarde la membrane de face. » Sur les coupes transversales de ponctuations, l'emplacement des trous dans la membrane ne peut être déterminé que d'une façon indirecte, ainsi qu'il résulte du passage suivant (p. 36 et 37) : « Sur des coupes de *Viscum* débarrassées de leur contenu et colorées par le bleu de méthylène, on voit que la lamelle moyenne se colore plus fortement que le reste ; il n'en est pas ainsi quand on emploie le bleu d'Hoffmann. Sur de semblables préparations, les ponctuations, à l'exception des travées cellulosiques, ont leur membrane basilaire incolore. C'est pour moi une preuve de l'ouverture des pores isolés ou agrégés, attendu, que, dans les vaisseaux ponctués (*Tüpfeltracheiden*) le fond de la ponctuation se colore en bleu plus ou moins intense. Sur des coupes minces légèrement gonflées par l'acide acétique à 1,5 p. 100, les ponctuations agrégées présentent une alternance de places plus épaisses et plus minces. Ces places minces se laissent elles-mêmes décomposer en une série de places plus épaisses et plus minces, dont le passage de l'une à l'autre se fait d'une façon insensible. Ces places plus épaisses me paraissent correspondre à la section transversale des travées cellulosiques, encore qu'elles soient, dans la plupart des cas, beaucoup moins larges lorsqu'on les regarde de face ; différence tenant peut-être à ce fait que la partie axile de la travée se colore beaucoup plus fortement que les parties latérales atténuées, lesquelles, vues de face, ne sont guère distinctes... Ces places minces me paraissent être des ouvertures dans la membrane. »

En somme, la perforation de la membrane ne peut pas être mise directement en évidence dans des cellules débarrassées de leur plasma, et on ne peut distinguer le très fin canal ménagé dans le fond d'une ponctuation.

S'il était possible d'enlever tout le protoplasme des cellules en ne laissant subsister que les filaments inclus dans

les membranes, on pourrait arriver sans peine à voir, de face, le mode de répartition de ces filaments; puis, en colorant la cellulose après enlèvement du contenu des canalicules, à voir les rapports de ces canalicules avec les travées cellulosiques. C'est ce que j'ai cherché à faire avec divers tissus, en particulier avec l'écorce de la racine de l'Ophioglosse. On coupe la racine en fragments de 1cm environ, que l'on met dans une solution iodo-iodurée (iode 1 gr.; iodure de potassium 2 gr.; eau 300 gr.). On favorise la pénétration du réactif en mettant le flacon contenant le fragment de racine en relation avec une trompe à eau; la fixation est ainsi obtenue rapidement, et les tissus conservent assez de fermeté pour qu'on les coupe sans peine. Les sections, qui doivent être aussi minces que possible, sont lavées rapidement à l'eau. En contractant alors brusquement le plasma par un des moyens indiqués par M. Kienitz-Gerloff (acide sulfurique, chlorure de zinc, etc.), on peut séparer le corps cellulaire des filaments perçant la membrane; la majeure partie des cellules se vidant au passage des coupes dans l'eau, il ne reste plus que les filets engagés dans les cloisons, où, après coloration (1), ils sont très faciles à observer, et donnent des figures de la plus grande élégance (fig. 26, 28). Ce qui frappe d'abord, quand on examine une coupe longitudinale de racine ainsi traitée, c'est le grand nombre des communications sur les faces supérieures et inférieures des cellules, dont les parois sont comme hachées de stries colorées, si rapprochées qu'à un faible grossissement ces parois semblent uniformément teintes, contrastant ainsi avec les faces longitudinales, en grande partie incolores. Un grossissement de 600 à 800 fois permet de voir que la coupe de ces faces terminales présente une alternance de places épaisses et de places plus minces, particularité qui

(1) Beaucoup de couleurs d'aniline sont applicables en pareil cas; je citerai par exemple le brun acide de Poirrier, différents violets de méthyle, le vert brillant cristallisé extra et la crocéine 9 B de la Manufacture Lyonnaise des matières colorantes. Ces couleurs m'ont été gracieusement fournies par la maison Poulenc.

pourrait cependant échapper à un examen superficiel, car le fait de gonfler les membranes a changé leur réfringence et la membrane paraît avoir dans toute son étendue une épaisseur correspondant exactement à la longueur des filets protoplasmiques qui y sont demeurés. D'ailleurs, d'une manière générale, l'aspect des préparations change notablement avec l'état de gonflement des membranes; à ce point que deux préparations du même tissu peuvent être méconnaissables suivant la manière dont elles auront été faites. Lorsque les membranes sont épaisses, l'action ménagée de l'acide sulfurique convenablement étendu a pour effet de gonfler la paroi juste assez pour que le réactif colorant y pénètre ; on voit alors très bien les canalicules protoplasmiques à la fois dans les couches internes et dans la lamelle moyenne. Une action de l'acide plus prolongée, ou l'emploi d'une solution plus concentrée, amène la diffluence des membranes où les canalicules ne sont plus distincts, tandis qu'ils sont très visibles dans la lamelle moyenne notablement dilatée (fig. 27, p. 214). Ce n'est que par tâtonnements qu'on arrivera, dans chaque cas, à déterminer le degré de concentration de l'acide à employer ; il y a toujours une concentration minima à laquelle il faut se tenir quand on veut étudier les communications protoplasmiques tout en respectant autant que possible la membrane. Si, dans la racine de l'Ophioglosse, on a dilaté la membrane juste assez pour permettre la pénétration du réactif, on a l'aspect correspondant à la figure 29 ; si, au contraire, le gonflement a été plus énergique, les parties épaisses se dilatant très fortement figurent assez bien le contour d'un 8, en même temps que dans les parties minces les filaments, étirés à la fois suivant leur axe et dans le plan de la membrane, affectent dans leur ensemble la forme d'un tonnelet. Sur les faces longitudinales, on

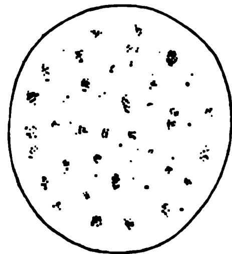


Fig. 28. — *Marattia Brongniartii*. — Un fond de cellule de l'écorce du pétiole, montrant la répartition des communications protoplasmiques.

voit, çà et là, coupées transversalement, des places minces traversées de même par des filaments protoplasmiques; à côté, on trouve sans peine les mêmes faces vues à plat et qui apparaissent toutes piquetées de points colorés, correspondant aux coupes transversales optiques de ces filaments (fig. 26, 28). La plupart des cloisons terminales sont fortement obliques, de sorte que les coupes transversales n'en montrent qu'une partie et fort mal; mais çà et là, on rencontre une face dirigée perpendiculairement à l'axe de la racine et qu'une coupe

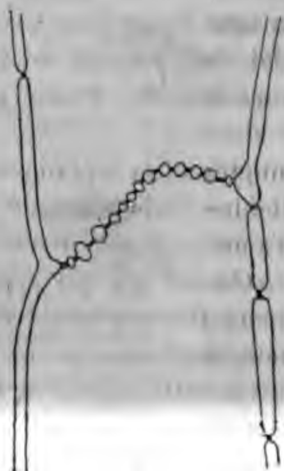


Fig. 29. — Cellule de l'écorce de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum* (Gross. 400).



Fig. 30. — Tube criblé de la racine de l'*Ophioglossum vulgatum;* à gauche, portion de cloison longitudinale d'un autre tube criblé (Gross. 420).

transversale fait voir à plat; on peut ainsi juger du nombre considérable de filaments protoplasmiques traversant la membrane. Une chose frappe dans l'examen de ces préparations : l'étonnante ressemblance de ces cellules de parenchyme avec les tubes criblés. La comparaison des figures 29 et 30 est fort instructive à cet égard. Quand on s'est rendu compte du mode de distribution des communications protoplasmiques sur une membrane, il est possible d'enlever par l'hypochlorite les dernières traces de plasma et de colo-

rer, par un des moyens indiqués plus haut, le réseau cellulosique (1).

J'ai revu ces communications protoplasmiques dans la racine de l'*Angiopteris evecta* (où elles ne sont pas très faciles à mettre en évidence), et dans celles de quelques Fougères (*Lomaria Patersoni*, *Platycerium alcicorne*, *Polypodium decurrens*, etc.). Il est bien probable qu'on trouverait dans la racine des cas où, faute de pouvoir gonfler les membranes, il est impossible de montrer la communication. M. Kienitz-Gerloff a signalé dans son mémoire un certain nombre de ces cas (*Equisetum*, *Begonia*). C'est sans doute pour une raison de cette nature que M. Terletzki n'a pu voir les communications dans l'écorce de la racine du *Pteris aquilina* (2).

Il est probable d'ailleurs qu'en modifiant la technique, on arriverait à apercevoir ces canalicules dans plusieurs cas où, jusqu'ici, on n'a pu les mettre en évidence. Parmi les plantes dans lesquelles M. Kienitz-Gerloff n'a pu voir les communications, j'ai étudié surtout les *Begonia* et les *Equisetum*. Pour les premiers (auxquels, d'ailleurs, je me suis moins appliqué qu'aux seconds qui se rattachaient directement à mon sujet), je ne suis arrivé à aucun résultat, mais pour les *Equisetum*, j'ai vu la communication de la façon la plus nette (fig. 31). L'épiderme de la feuille des Fougères convient admirablement pour l'étude de ces communications ; les parois radiales des cellules sont percées de très nombreux canalicules établissant le passage d'une cellule à une autre, principalement visibles dans les espèces suivantes : *Cyathea medullaris*, *Alsophila hirta*, *Cibotium Schiedei*, *Davallia fœniculacea*, *Nephrolepis*, *Asplenium cultrifolium*, *Lo-*

(1) On pourrait ainsi avoir deux épreuves photographiques du même fond de cellule, la première montrant la distribution des canalicules, la seconde le réseau de cellulose. Toutefois l'action de l'hypochlorite et du chloroiodure fait subir à la membrane de tels gonflements que, dans les photographies que j'ai obtenues, les deux images ne sont plus superposables. Mais il serait peut-être possible, en modifiant la technique, de faire disparaître cet inconvénient.

(2) *Loc. cit.*, p. 448.

maria Patersoni, *Platycerium alcicorne*, *Polypodium decurrens*, *Marattia Brongniartii*, *Angiopteris Durvilleana*, etc. (fig. 32).



Fig. 31. — *Equisetum hiemale.* — Communications protoplasmiques dans l'écorce de la tige : *a*, entre l'épiderme et l'assise sous-épidermique ; *b*, entre deux cellules corticales (Gross. 550).



Fig. 32. — *Polypodium phymatodes.* — Une cellule de l'épiderme de la feuille montrant les communications protoplasmiques (Gross. 550).

Les cellules épidermiques recouvrant les places de terminaison des stèles, dont il sera question plus loin, sont éga-

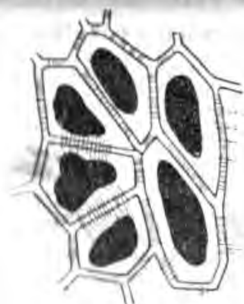


Fig. 33. — *Polypodium phymatodes.* Épiderme recouvrant une terminaison de stèle dans la feuille. Le contenu des cellules est contracté et l'on voit les filaments restés engagés dans la membrane (Gross. 450).

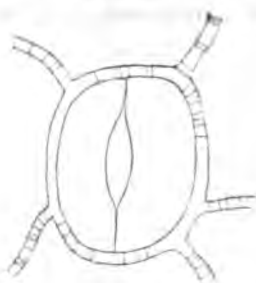


Fig. 34. — *Angiopteris Durvilleana.* — Un stomate avec les communications protoplasmiques (Gross. 450).

lement perforées de très nombreux canalicules (*Polypodium phymatodes*) (fig. 33). Mais je n'ai pu voir ces communica-

tions dans l'épiderme du *Cyrtomium falcatum*, de l'*Acrostichum callæfolium* et du *Fadyenia prolifera*, etc. Je crois, malgré tout, qu'on réussirait dans cette recherche comme j'ai réussi, dans quelques cas, à voir la communication entre les cellules stomatiques et les cellules épidermiques voisines. Jamais je n'ai pu parvenir à montrer les canalicules des cellules stomatiques dans toute l'étendue d'un lambeau d'épiderme; seulement sur les bords de ce lambeau dans les parties les plus attaquées par l'acide, j'ai vu à maintes reprises de très fins bâtonnets colorés restés engagés dans la membrane; la violence de l'attaque par le réactif ayant amené la rupture des communications entre la masse protoplasmique de la cellule de l'ostiole d'une part, la masse protoplasmique de la cellule annexe d'autre part. J'ai observé ces faits dans le *Marattia Brongniartii*, dans l'*Angiopteris Durvilleana* (fig. 34) et l'*Asplenium cultrifolium*.

J'ai insisté plus haut, après M. Kienitz-Gerloff, sur la nécessité de fixer les matériaux où l'on veut mettre en évidence les communications protoplasmiques. Mais si l'on se rappelle ce que nous avons dit précédemment sur la résistance à la sécheresse des feuilles de Fougères, on en conclura, je pense, que si une plante desséchée pendant des mois peut entrer en végétation après avoir été humectée suffisamment, c'est bien que la dessiccation n'a pas détruit ces filaments délicats passant d'une cellule à l'autre, et, qu'en conséquence, on doit pouvoir les retrouver sur la plante sèche. C'est ce que j'ai cherché à faire avec plusieurs *Polypodium* conservés en herbier depuis longtemps, et le résultat, qui n'a d'ailleurs rien de bien inattendu, a été ce que je pensais : les plantes mises dans l'eau pendant quelques heures se sont gonflées et le traitement habituel a permis de voir les canalicules. Maintenant, y a-t-il une relation entre la taille des canalicules, la facilité avec laquelle on les peut mettre en évidence et la résistance de la plante à la sécheresse? C'est ce qui reste à déterminer. Lorsqu'une plante est en voie de dépérissement, ces communications res-

tent bien longtemps visibles, aussi longtemps peut-être que les cellules sont unies entre elles. Dans des morceaux de feuille de *Platycerium* et autres Fougères ne formant pas d'oxalate de calcium, et que j'avais conservés dans l'air humide pour voir si leur dépérissement serait accompagné de formation d'oxalate tertiaire (voir plus loin), j'ai retrouvé les communications après destruction complète de la chlorophylle.

L'*origine* et le *mode de développement* des communications ne sont pas encore connus. M. Russow (1) a, le premier, émis cette opinion qu'elles représentent les restes des filaments protoplasmiques reliant les deux noyaux à la phase du tonnelet, et autour desquels la membrane s'est accrue plus ou moins en les respectant.

M. Kienitz-Gerloff a cherché à montrer le bien fondé de cette manière de voir. Pour cela, il s'est adressé au Gui (*Viscum album*) dont les noyaux très gros se prêtent facilement à l'observation des phénomènes de caryokynèse. Dès que les anses chromatiques, réunies de manière à constituer ce qu'on a appelé la *plaque équatoriale*, se sont dédoublées en deux groupes qui se dirigent vers chacun des pôles, on voit des filaments apparaître dans l'espace libre entre les deux futurs noyaux, filaments qui paraissent bien une émanation du protoplasme cellulaire, lequel, primitivement granuleux, prendrait une structure striée... « Ces filaments, *extrêmement nombreux*, n'ont pas la moindre ressemblance avec les communications protoplasmiques dont ils se distinguent encore par leur résistance à la coloration. C'est alors, que l'ensemble des filaments et des deux noyaux affecte la forme d'un tonnelet. Bientôt, les deux noyaux marchant à la rencontre l'un de l'autre, ce tonnelet s'aplatit et prend la forme d'une lentille biconvexe dont les deux bords arri-

(1) *Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen.* Sitzber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch., septembre 1883. Je ne connais ce mémoire que par une analyse du *Botan. Centralblatt* et la mention qu'en fait M. Kienitz-Gerloff.

vent à toucher les deux membranes cellulaires que la nouvelle cloison réunira.

A la phase du tonnelet, les filaments présentent dans leur partie moyenne des nodosités dont l'ensemble constitue ce qu'on a appelé la *plaque cellulaire*. Comme on sait, c'est à ce niveau que se formera la membrane, mais ces nodosités, de même que les filaments, ne tardent pas à disparaître ; du moins, l'auteur n'a pu les mettre en évidence dans la membrane albuminoïde primitive, de part et d'autre de laquelle on ne voit bientôt plus qu'un protoplasma granuleux, et c'est bien plus tard seulement que, gonflant la membrane, par un des moyens indiqués plus haut, on peut la voir traversée par des filets se colorant comme le protoplasma ou les matières albuminoïdes. Ainsi, malgré tous ses efforts, M. Kienitz-Gerloff n'a pu arriver à montrer que les communications qu'on observe dans les membranes complètement développées sont les restes des filaments protoplasmiques reliant les deux noyaux à la phase du tonnelet.

On est, dans cette recherche, arrêté par une double difficulté, celle de gonfler la membrane primitive, et celle de colorer les filaments.

Si les communications protoplasmiques étaient les restes des filaments du tonnelet, et que le nombre de ceux-ci fût précisément égal à celui des anses chromatiques, comme l'admet M. Van Tieghem (1), la confirmation indirecte des vues théoriques de M. Russow serait relativement facile. Il n'y aurait qu'à compter les anses dans le noyau en voie de division, puis, par le procédé que j'indique plus haut, sur un fond de cellule convenablement choisie, le nombre de canalicules traversant la membrane. Si le nombre de ces canalicules était au plus égal à celui des anses chromatiques, cela porterait bien à croire que les communications sont en réalité les restes des filaments du tonnelet. Inversement, le nombre des ouvertures dans la paroi pour-

(1) *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 487.

rait servir à déterminer le nombre des anses chromatiques dans les cas où, comme dans les Cryptogames vasculaires, la numération directe est impossible.

Malheureusement, le nombre des anses n'est pas du tout égal à celui des filaments. Plusieurs observations de M. Guignard, en particulier, contredisent cette opinion (1). D'après cet observateur, les filaments du tonnelet se composent de deux systèmes distincts : un premier, qu'il désigne sous le nom de filaments principaux, et dont le nombre est précisément égal à celui des anses chromatiques; un deuxième, formé après la division de la plaque nucléaire, un peu plus tard, et qui comprend un nombre de filaments beaucoup plus considérable. En somme, chaque filament principal est le centre d'un système secondaire de filaments connectifs. Mais nous ignorons complètement, d'une part, s'il y a un rapport constant entre le nombre total des filaments et le nombre des anses chromatiques, et, d'autre part, les relations des filaments accompagnant la caryokynèse avec les communications qu'on observe entre les cellules adultes.

Dans les organes végétatifs des Fougères, Marattiacées, Ophioglossées, Équisétacées, le nombre des anses chromatiques de chaque noyau est considérable. Si l'on rapprochait ce fait de l'extrême fréquence des communications protoplasmiques chez ces plantes, on serait, peut-être, tenté d'y voir, à défaut de preuve directe, une probabilité en faveur de l'exactitude des vues de M. Russow (2).

2° *Cristalloïdes.* — Pendant longtemps la présence de

(1) Guignard, *Nouvelles études sur la fécondation*, p. 185.

(2) Je me propose de revenir ultérieurement sur le cas particulier des communications protoplasmiques entre les laticifères et les autres cellules. Étant donné le mode de répartition tout à fait spécial de ces communications, il n'est pas impossible de concilier les idées de M. Russow avec ce que nous savons de l'origine des laticifères d'après les travaux de MM. Schmalhausen, Schullerus et Chauveaud. Bien que je n'aie pu parvenir à suivre les filaments protoplasmiques depuis le phase du tonnelet jusqu'à la cellule adulte, il ne me paraît pas possible d'admettre pour les communications une explication différente de celle proposée par M. Russow.

cristalloïdes dans les noyaux des plantes vasculaires avait été considérée comme un fait exceptionnel (1).

Chez les Fougères, M. G. Kraus les avait signalés dans la feuille du *Polypodium ireoides* (2); mais c'était la seule observation connue, quand M. Zimmermann est venu montrer que non seulement ces productions n'étaient pas rares chez les Fougères, mais qu'elles étaient développées dans un grand nombre de Monocotylédones et de Dicotylédones (3).

Une des plus grandes difficultés de cette recherche résulte évidemment de ce que, dans les cellules, les grains de chlorophylle cachent souvent le noyau, et que, d'autre part, il est difficile de décider si la masse plus réfringente qu'on aperçoit à l'intérieur de ce noyau est un nucléole ou un cristalloïde. M. Zimmermann, ayant observé que la fuchsine acide a une élection très marquée sur ces cristalloïdes et ne colore pas les nucléoles, a utilisé cette propriété pour rechercher ces formations (4).

Par ce procédé, l'auteur les a trouvées dans dix-neuf

(1) Le lecteur trouvera l'indication des travaux relatifs à cette question dans : Zimmermann, *Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle* (in Schenk : *Handbuch d. Botanik*).

(2) *Jahrb. f. Wiss. Botanik.*, t. VIII, p. 426.

(3) *Beiträge z. Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle.* I et II.

(4) Voici la méthode qu'il indique. Les éléments, préalablement fixés par l'alcool absolu et le sublimé, sont débarrassés de ce dernier réactif par un lavage prolongé à l'eau, et par un passage dans une solution hydro-alcoolique d'iode. — Les coupes sont colorées au moyen d'une solution formée de : Eau d'aniline 100 c.c., fuchsine acide 20 grammes ; laisser en contact de deux à cinq minutes et porter dans une solution hydro-alcoolique concentrée d'acide picrique où les coupes se décolorent, les cristalloïdes conservant seuls la teinte rouge. Passer dans l'alcool absolu, le xylol et monter dans le baume. — Le lecteur trouvera dans le mémoire de M. Zimmermann (*loc. cit.*, p. 12) des renseignements complémentaires. Cette méthode donne d'excellents résultats; mais il m'a semblé qu'on pouvait sans inconvénient abaisser beaucoup le titre de la solution de fuchsine. Les observations de l'auteur ont constamment porté sur des matériaux fixés; les miennes ont presque toujours été faites sur des plantes fraîches, auquel cas la solution iodo-iodurée (iode 1 gr., iodure de potassium 3 gr., eau 300) peut servir à la fois de réactif fixateur et de colorant. On obtient ainsi presque instantanément des préparations très favorables à l'étude des formes cristallines.

Polypodiacées, le *Ceratopteris*, une Schizéacée, et une Cyathéacée. J'ai eu occasion d'examiner environ 60 espèces,



Fig. 35. — *Polypodium venosum.* — Cristalloïdes intranucléaires dans les cellules de l'écorce de la feuille (Gross. 550).

appartenant surtout aux Polypodiacées et aux Cyathéacées, et mes résultats concordent sur presque tous les points avec ceux du savant botaniste de Tübingen.



Fig. 36. — Cristalloïdes intranucléaires dans la feuille des Fougères. — *a*, *Polypodium appendiculatum*; *b*, *Polypodium loriceum*; *c*, *Acrostichum flagelliferum*; d^1 d^2 d^3, *Dicksonia adiantoides* (Gross. 550).

1° La *forme* exacte des cristalloïdes est très difficile à déterminer; aussi bien M. Zimmermann a-t-il fait des réserves à cet égard. Selon lui, ils se rapporteraient au système cubique, ou au système hexagonal : ce seraient des octaèdres réguliers, des cubes ou des dodécaèdres rhomboïdaux. A mon avis, une des formes les plus fréquentes, pour ne pas dire de beaucoup la plus répandue, est celle du cube, et, dans beaucoup de cas où l'on croit voir un prisme hexagonal, on a affaire en réalité à un cube vu par son axe ternaire (*Polyp. loriceum*, fig. 36 *b*, *Polyp. venosum*, fig. 35, etc.).

Dans l'épiderme inférieur de l'*Acrostichum flagelliferum*, ces cristalloïdes ne sont certainement pas des cubes. On peut les rapporter soit au système orthorhombique, soit, plutôt, au système monoclinique, et, dans ce cas, les faces du prisme seraient terminées par des clinodomes de façon à simuler un octaèdre par suite du raccourcissement des faces *m*; quant aux octaèdres véritables, je ne les ai jamais vus. La forme du prisme droit à base carrée n'est pas très fréquente (*Polyp. appendiculatum*, fig. 36, *a*). D'ailleurs il convient de faire remarquer, avec M. Zimmermann, que, si la substance qui constitue ces inclusions intranucléaires affecte parfois des formes géométriques, il est beaucoup de cas ou ces *cristalloïdes* ont des formes très mal définies. Les figures 36, d_1, d_2, d_3, que nous donnons ci-contre et qui sont empruntées au *Dicksonia adiantoides*, montrent qu'on peut trouver tous les passages entre les cubes et les formes les plus irrégulières ; dans la même plante, dans le même tissu, on trouve dans un noyau un seul cristalloïde bien défini et dans un autre des traînées fort élégantes de très petits corps (d_3) dont la forme est bien difficile à définir. Ce sont là des cas extrêmes, qui sont réunis par une série d'intermédiaires. L'ensemble des figures 35, 36 et 37 montre les variations de *taille* que l'on peut observer : tantôt le noyau ne renferme qu'un seul cristalloïde (parfois très gros), tantôt il contient un amas qui arrive à le combler entièrement.

2° Ces cristalloïdes ont-ils une action sur la lumière polarisée? Je laisse de côté les cubes qui, par leur forme même, ne peuvent rien nous apprendre à cet égard. Quant aux formes prismatiques ou dérivées de prismes, je les ai étudiées à plusieurs reprises sur des cristalloïdes relativement très gros ; ils ont toujours paru obscurs entre les nicols croisés : mais, de là, il ne faudrait peut-être pas nécessairement conclure à l'inactivité de la substance cristalline. Le résultat négatif tient peut-être seulement à la petitesse des cristaux, car il y a certains corps, le quartz par exemple, dont la biréfringence est assez faible pour n'être appréciable

que sur des cristaux assez gros, et il se pourrait très en qu'il en fût de même pour nos cristalloïdes.

3° Dans l'état actuel de nos connaissances, la nature chimique de ces cristalloïdes me paraît impossible à déterminer.

4° Quant à leur répartition, elle est fort irrégulière. On peut les trouver, comme l'a déjà noté M. Zimmermann, dans toutes les régions de la feuille (*Polyp. leiorhizon*, *Asp. macrophyllum*, etc.); mais ailleurs ils sont localisés dans un tissu déterminé, dans l'épiderme par exemple (*Asplenium celtidifolium*) ou dans le parenchyme (*Polyp. venosum*), ou seulement dans une partie déterminée de celui-ci (parenchyme spongieux). Quand ils sont répandus dans toutes les régions, il semble que ceux de l'épiderme aient une forme, ceux du parenchyme une autre, ou du moins que dans les deux régions la taille moyenne soit différente ; mais on n'observe rien de bien net à cet égard.



Fig. 37. — *Cyrtomium falcatum*. — Écorce de la feuille jeune; cristalloïdes intra et extra-nucléaires (Gross. 550).

A côté de ces cristalloïdes intranucléaires, on en trouve d'autres dans le suc même de la cellule; mais, d'après M. Zimmermann, ces deux formes s'excluent l'une l'autre, c'est-à-dire que jamais on ne trouve dans la même cellule des cristalloïdes dans le noyau, et à côté des cristalloïdes extranucléaires. S'il en est ainsi dans le *Polypodium ireoides*, toutes les espèces ne se comportent pas de même. Dans la feuille adulte du *Cyrtomium falcatum*, on trouve dans le parenchyme spongieux, en dehors du noyau et dans son voisinage, des cristalloïdes plus ou moins anguleux, quelquefois allongés ou même sphériques. Mais dans la feuille jeune (fig. 37) la même cellule montre réunis des cristalloïdes extranucléaires arrondis, isolés ou associés, quelquefois très gros, et des cristalloïdes intranucléaires en nombre variable,

à formes régulières ou mal définies. D'autre part, dans la feuille jeune du *Blechnum brasiliense* où M. Zimmermann ne signale à l'état adulte que des cristalloïdes extranucléaires, je ne trouve que des cristalloïdes renfermés dans le noyau (1).

3° *Oxalate de calcium*. — M. de Bary considérait en 1877 (2) l'oxalate de calcium comme une formation exceptionnelle dans les Fougères; il en signale cependant la présence dans les cellules épidermiques de l'*Asplenium Nidus* et les cellules scléreuses des Cyathéacées.

En 1884, M. Terletzki, dans sa monographie anatomique du *Pteris aquilina*, signale la présence, dans le pétiole de cette plante, de cristaux d'oxalate de calcium (3).

En 1886, M. Lachmann (4), à propos des cellules cristalligènes du *Davallia Mooreana*, remarquait que l'oxalate de calcium faisait presque complètement défaut aux Cryptogames vasculaires. La même année, M. Gœbeler (5) indiquait la présence de ce sel dans les écailles de certaines Fougères, mais sans insister autrement sur son degré de fréquence dans ce groupe. En 1889, M. Axel Vinge (6) signale 18 espèces de Fougères oxalifères (*Pteris laciniata* Willd., *Nephrodium velu-*

(1) M. Zimmermann (*Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebes*, Beitr. z. Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, I, p. 38) a appelé l'attention sur des sortes de granules en apparence albuminoïdes, le plus souvent arrondis, quelquefois en forme de virgule et qui se rencontrent en plus ou moins grande abondance dans les cellules à chlorophylle d'un certain nombre de Fougères. J'ai revu ces productions dans beaucoup d'espèces : *Dicksonia adiantoides*, *Alsophila excelsa*, *Davallia platyphylla*, *Balantium antarcticum*, etc. Il me paraît difficile d'établir une démarcation bien nette entre les cristalloïdes extra-nucléaires sphériques et ces granules. D'autre part il resterait à démontrer que les « granulations albuminoïdes » des tubes criblés ne sont pas identiques avec celles-ci ?

(2) *Vergl. Anatomie*, p. 148.

(3) Terletzki, *loc. cit.*, p. 491.

(4) *Bull. Soc. Bot. de Lyon*, 1886.

(5) Gœbeler, *Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne*, Flora, 1886.

(6) Axel Vinge, *Bidrag til Kännedomen om ormbunkarnes bladbyggnad*. Lund, 1889. Cité par M. Kohl, in *Kalksalze*, etc.

tinum, 10 *Asplenium*, 2 *Aspidium*, et 3 *Davallia*), tout en constatant la rareté de ce sel chez les plantes de cet ordre. A peu près à la même date (1889) M. Kohl publiait son étude sur les substances minérales des végétaux (1), où il mentionne que, sur une trentaine d'espèces dans lesquelles il a cherché l'oxalate de calcium, trois seulement (*Aspidium violascens*, *Lomaria gibba*, *Microlepia hirta*) le lui ont montré en abondance; dans une dizaine d'autres, il l'a trouvé en petite quantité. Il en conclut que les Fougères ne sont pas si pauvres en oxalate de calcium que le dit M. de Bary; même que certains genres (*Aspidium*, *Asplenium*) peuvent en avoir un peu dans toutes leurs espèces. D'ailleurs, ce savant ne s'étonne pas de voir les Fougères pauvres en oxalate, étant données d'une part leur faculté d'assimilation sous une intensité lumineuse très faible, et d'autre part leur préférence pour les terrains siliceux. Enfin l'année dernière même (1892), M. Giesenhagen (2), dans son étude si intéressante sur l'*Asplenium obtusifolium* var. *aquatica*, après avoir constaté la présence d'oxalate de calcium sous forme de fines aiguilles dans les deux épidermes de cette plante, ajoute que ce sel n'est pas très fréquent chez les Fougères (3).

(1) Friedrich Georg Kohl, *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsaüre in der Pflanze*, Marburg, 1889.

(2) Giesenhagen, *Ueber hygrophile Farne*, Flora, 1892.

(3) Dans son mémoire sur l'oxalate de calcium (*Ueber Kalkoxalatbildung in d. Laubblättern*, *Bot. Zeit.*, 1888), M. Schimper distingue trois sortes d'oxalate : l'oxalate primaire qui se montre dès le début de la croissance; l'oxalate secondaire dont la formation est toujours consécutive de l'apparition de la chlorophylle, à l'activité de laquelle elle est liée; enfin l'oxalate tertiaire, beaucoup moins intéressant que les deux premiers, puisque sa formation est un phénomène morbide précédant d'ordinaire la mort du tissu où il se dépose. — Il ne sera question ici que de l'oxalate secondaire. Maintenant, les plantes qui ne forment pas d'oxalate secondaire peuvent-elles produire de l'oxalate au moment de leur mort? Je ne le crois pas. J'ai abandonné sous des cloches, dans l'air humide, des feuilles de diverses Fougères (*Platycerium alcicorne*, *Asp. varians*, etc.), ne formant pas d'oxalate au cours naturel de leur végétation. Au bout de plusieurs semaines, les feuilles sont devenues complètement jaunes, mais alors pas plus qu'auparavant je n'ai trouvé dans les cellules de cristaux caractéristiques du sel qui nous occupe ici. Toutefois, j'estime que la question demande à être reprise.

Pour les Marattiacées, M. Monteverde (1) a reconnu que les cristaux des *Angiopteris*, rapportés par M. Hansen (2) au sulfate de calcium, sont en réalité de l'oxalate (fig. 38), détermination que nous avons eu, M. Belzung et moi, l'occasion de vérifier dans un travail antérieur (3). Les cristaux des Ophioglossées ne paraissent pas avoir été signalés avant le présent mémoire.

Au cours de mes recherches sur les Cryptogames vasculaires, j'ai examiné plus de 500 espèces de Fougères, et

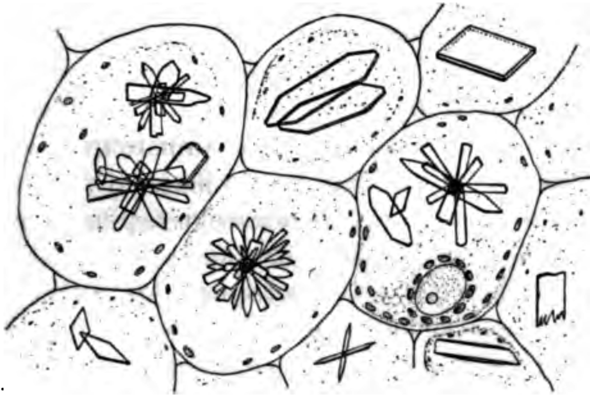


Fig. 38. — *Angiopteris evecta.* — Cristaux d'oxalate de calcium du pétiole.

noté dans tous les cas la présence ou l'absence d'oxalate de calcium. De ces observations, il résulte que si ce sel paraît manquer à quelques genres, s'il existe chez d'autres en petite quantité, il est très abondant dans certaines espèces. Dans beaucoup de ces plantes, les cristaux sont gros, nettement apparents, mais ailleurs, on voit prédominer les formes microcristallines, et c'est là probablement la raison qui les a fait méconnaître dans bien des cas où leur présence n'est pas douteuse.

Les cristaux d'oxalate de calcium se rapportent tantôt au

(1) Monteverde, *Sur la présence des oxalates de calcium et de magnésium dans les végétaux*, Saint-Pétersbourg, 1888 (en russe).

(2) Hansen, *Ueber Sphærokrystalle* (*Arb. d. bot. Instituts zu Würzburg*).

(3) Belzung et G. Poirault, *Sur les sels de l'Angiopteris evecta* (*Journal de Botanique*, 1892).

système quadratique, tantôt au système monoclinique. La plupart des traités classiques indiquent que ces deux formes correspondent à deux milieux de cristallisation différents, les formes monocliniques se présentant dans les sucs cellulaires épaissis par des substances gommeuses, les formes quadratiques se montrant, au contraire, dans les sucs cellulaires plus fluides. Il faudrait ajouter que l'acidité du liquide où se fait la précipitation a une influence non moins certaine, un excès d'acide amenant toujours la formation d'oxalate monoclinique, un excès de base favorisant l'apparition des formes quadratiques.

D'ailleurs il ne semble pas que, dans les cellules, ces formes cristallines soient si rigoureusement séparées qu'on le prétend, attendu que, dans son mémoire sur le *Pteris aquilina*, M. Terletzki dit qu'il les a trouvées réunies (1).

L'oxalate monoclinique, de beaucoup le plus fréquent, se présente tantôt sous forme de cristaux prismatiques isolés, tantôt sous celle de druses diversement constituées, tantôt sous celle de sphéroïdes. Dans la même plante, on trouve parfois associés les cristaux isolés et les druses (*Asplenium prolongatum*); les gros cristaux isolés paraissent assez rares (*Acrostichum spicatum* L., *Scolopendrium brasiliense* Kunze, *Gymnogramme aspidioides* Hk. (non Kaulf.), *Drymoglossum carnosum*), et les formes en *châtaignes*, si fréquentes chez les Phanérogames, plus rares encore (*Aspl. prolongatum*). Les formes dominantes sont les formes raphidiennes, qui se trouvent rassemblées en paquets assez serrés (*Adiantum lunulatum*) à l'une des extrémités de la cellule, ou bien répandues dans toute la cavité cellulaire. Dans bien des cas, on trouve, au milieu de ces cristaux aciculaires, un cristal tabulaire beaucoup plus gros, souvent percé d'un trou en son centre. Ailleurs (*Acrostichum callæfolium*) la cellule paraît entièrement remplie de très petits cristaux tétraédriques (formes hémièdres se rattachant probablement au prisme

(1) Terletzki, *loc. cit.*, p. 491.

simplement oblique). Ils sont en si grand nombre dans la cellule que, sous un faible grossissement, celle-ci semble remplie d'une émulsion grisâtre, et leur taille est parfois si petite qu'on ne distingue bien leur structure qu'à un grossissement de 700 à 800 fois. Ailleurs encore, le même aspect d'émulsion grisâtre remplissant la cellule résulte de l'agglomération de très petits cristaux prismatiques (parenchyme de la tige de *Davallia pentaphylla*, épiderme inférieur de la feuille de *Davallia solida*, etc.).

On peut observer de très beaux sphéroïdes, résultant de la réunion autour d'un point central de cristaux aciculaires d'une extrême ténuité, dans divers *Hemitelia*, l'*Alsophila procera* Kaulf., le *Cibotium Schiedei* Baker, le *Todea barbara*, l'*Ophioglossum pendulum*, l'*Helminthostachys zeylanica*, etc.). Ces sphéroïdes sont tantôt isolés, tantôt géminés ; la structure radiée y est toujours visible. Çà et là, pour l'ordinaire, le sphéroïde est entaillé de fentes radiales assez fortement accusées, et présente une petite cavité centrale.

En lumière polarisée, ils montrent : les sphéroïdes isolés, la croix noire; les sphéroïdes géminés, les deux branches d'hyperbole caractéristiques. Parfois (*Helminthostachys*) on ne trouve que des sphéroïdes ; mais ailleurs (*Todea*, *Ophioglossum pendulum*, diverses Cyathéacées), la même cellule renferme à la fois des sphéroïdes et des prismes.

Au point de vue de la répartition dans les différents membres et dans les différents tissus, on observe une différence très notable avec les Phanérogames. Chez ces plantes en effet, on distingue, dans la majorité des cas, des cellules oxalifères spéciales, en dehors desquelles les cristaux ne se montrent pas. L'oxalate de chaux des Fougères présente une semblable localisation. Ainsi, par exemple, dans le *Davallia Mooreana*, les gaines scléreuses qui entourent les stèles sont cristalligènes (1) ; il en est de même, d'après M. Walter (2),

(1) P. Lachmann, *Sur la structure du Davallia Mooreana* (*Bull. Soc. Bot. de Lyon*, 13 avril 1886).
(2) Walter, *loc. cit.*

Si incomplètes que soient mes observations sur la répartition de ce sel dans la feuille des Fougères, je les résumerai ici.

Mes recherches ont porté sur presque tous les genres de Cyathéacées et de Polypodiacées, et j'ai trouvé des cristaux dans la moitié de ceux que j'ai étudiés. Toutefois, je l'ai dit, il ne faudrait pas conclure de la présence d'oxalate dans quelques espèces, que ce produit se rencontre dans toutes ou même dans la majorité de ces espèces.

CYATHÉACÉES. — *Cyathea*. Sur une vingtaine d'espèces étudiées, je n'ai trouvé d'oxalate que dans les suivantes : *C. quindinensis* Karst., *C. Hookeri* Thw., *C. arborea* Sm., *C. serra* W. Les cristaux, qui sont, le plus souvent, des *sphéro-cristaux*, parfois aussi des *prismes* plus ou moins complets, se montrent dans les couches de parenchyme avoisinant l'épiderme supérieur. Cet épiderme supérieur, de même que le parenchyme lacuneux et l'épiderme inférieur, en sont dépourvus.

Le *Diacalpe aspidioides*, le *Sphæropteris barbata* et l'*Hypoderris Brownii* contiennent dans leur parenchyme et dans leur épiderme de très nombreux cristaux tabulaires, mêlés à des *raphides*. Le *Matonia pectinata* ne m'a pas paru renfermer de cristaux. Le *Dicksonia cornuta* Kaulf. montre dans son épiderme inférieur des sphéroïdes isolés ou géminés, comme ceux des *Cyathea*, et l'on retrouve des formes analogues dans le parenchyme foliaire du *Balantium antarcticum*. L'oxalate bien cristallisé, en tables rhomboïdales simples ou maclées, est très abondant dans tout le tissu du limbe du *Dicksonia anthriscifolia*, où les plus beaux cristaux se voient dans l'épiderme supérieur. Ce sel est notablement moins abondant dans le *Dicksonia scabra*, mais il se présente avec des caractères analogues dans le *D. adiantoides*, où il forme des prismes très allongés ; on le retrouve également dans le *D. cicutaria*, mais, là, il est localisé dans le parenchyme vers la face supérieure ; en revanche, il manque à de nombreuses espèces : *D. glaucescens* Hk., *davallioides* R.Br., *pruinata*, *straminea*, etc., de même qu'au *Deparia*

prolifera Hk. — Les différentes sections du genre *Davallia* ne se ressemblent pas au point de vue de l'oxalate de calcium. Sur douze espèces de la section *Humata* inscrites au *Synopsis*, j'en ai examiné dix ; six d'entre elles (*D. heterophylla*, *pectinata*, *pedata*, *pusilla*, *vestita*, *Cumingii*) sont dépourvues d'oxalate ; le *D. angustata* en renferme très peu ; en revanche, les *D. parallela* et *alpina* en contiennent beaucoup, dans leur épiderme, sous forme de très petits cristaux prismatiques. Les *Leucostegia* me sont insuffisamment connus ; je ne trouve d'oxalate ni dans le *L. parvula* Wallich, ni dans le *L. falcinella* Presl. Les *Odontoloma repens* Desv., *triquetra* Baker, *Blumeana* Hk., ne paraissent pas oxalifères. En revanche, les *Eudavallia* sont très riches en cristaux : les formes prédominantes sont les formes microcristallines dont il a été question précédemment (*D. solida* Sw., *polyantha* Hk., *fijiensis* Hk., *pentaphylla* Blume). Je ne trouve pas de cristaux dans le *D. elegans* Sw. Tous les *Microlepia* (*M. speluncæ* (L) Moore, *jamaicensis* Hk., *rhomboidea* Wall., *manillensis*) sont riches en oxalate ; par contre, les *Loxoscaphe* paraissent extrêmement pauvres. Enfin, parmi les *Stenoloma*, le *St. uncinella* ne m'a pas montré de cristaux, tandis que les *St. aculeata*, *Schlechtendali* et (*Odontosoria*) *dumosa* Fée, en contiennent. Les *Cystopteris fragilis* et *bulbifera* renferment l'oxalate de calcium sous forme de *sphéro-cristaux*, comme ceux des *Cyathea*. Je n'ai trouvé d'oxalate dans aucune des espèces de *Lindsaya* examinées (*L. cultrata* Sw., *dubia* Spreng., *scandens* Hk., *Gardneri* Hk., *trapeziformis* Dry., *Lherminieri* Fée, *Kirkii* Hk., *reniformis* Dry., *acutifolia* Desv., *nitens* Blume).

Les *Adiantum*, dont j'ai examiné plus des trois quarts des espèces mentionnées par M. Kühn (1), sont en général assez pauvres en oxalate, mais quelques espèces sont très riches, et la forme cristalline paraît bien constante pour une espèce donnée et varie d'une espèce à l'autre, de même que

(1) Max Kühn, *Uebersicht über die Arten der Gattung Adiantum* Jahrb. d. Kgl. Bot. Gart. z. Berlin. t. I.

le mode d'assemblage des cristaux. Ceux-ci manquent à l'*Ochropteris pallens*, mais ils sont abondants dans les *Lonchitis* (cristaux prismatiques); en revanche, je n'en trouve pas dans les *Hypolepis tenuifolia*, *repens*, *nigrescens*, *Bergiana* et *Helenensis* Fée. Les *Cheilanthes* seraient à revoir, car je n'ai guère étudié que le dixième des espèces, sans trouver de cristaux. Le *Cassebeera triphylla*, les *Onychium*, les *Llavea*, *Pellæa*, et le *Ceratopteris* semblent dépourvus d'oxalate. Ce sel est rare chez les *Blechnum* et *Lomaria* et fait défaut aux *Sadleria* et aux *Doodia*; par contre, il est abondant dans le *Woodwardia radicans*.

M. Kohl (1) avait tendance à croire que tous les *Asplenium* sont plus ou moins oxalifères; je suis bien certain qu'il n'en est rien. L'oxalate, très abondant dans le *Neottopteris Nidus*, manque à un nombre considérable d'*Asplenium*, de *Daræa*, d'*Athyrium*, de *Diplazium*; et puis, çà et là, dans un groupe où ce sel semble faire défaut, on trouve une ou deux espèces qui sont littéralement remplies de cristaux. Ainsi, par exemple, dans le groupe de l'*A. viride*: les *A. viride*, *A. fragile* manquent absolument de cristaux; l'*A. flabellifolium* en renferme en quantité; de même, parmi les *Daræa*, les uns: *D. prolongatum*, *Belangeri*, *viviparum* Presl., *multifidum* Brack., etc., sont très riches en oxalate; les *D. Mannii*, *scandens*, etc., n'en contiennent pas. Les *Aspidium* et les *Nephrodium* montreraient des faits analogues. L'*Actiniopteris radiata* ne paraît pas oxalifère; il en est de même de nos *Scolopendrium* indigènes, mais les Scolopendres brésiliennes de la section *Antigramme* et le *Sc. rhizophyllum* renferment des cristaux. L'oxalate se trouve en abondance chez les *Oleandra* (au moins chez quelques espèces) et aussi dans le *Fadyenia prolifera*, mais il manque aux *Nephrolepis exaltata*, *pectinata*, et *davallioides*, les seules espèces que j'aie examinées (2).

(1) Kuhn, *loc. cit.*, p. 112.

(2) J'ai observé dans la feuille du *Nephrolepis pectinata* de nombreux sphéroïdes, ordinairement très petits, et dont la nature n'est pas encore déterminée avec certitude. On les trouve dans tout le parenchyme de la feuille, mais les plus gros se montrent dans l'épiderme, où ils peuvent parfois atteindre une

Le grand genre *Polypodium* dont j'ai, il est vrai, étudié à peine le quart des espèces (110), paraît extrêmement pauvre en cristaux, sauf dans la section *Dictyopteris*. Sur cinq espèces de *Dictyopteris* que j'ai examinées, trois sont extrêmement riches (*D. tenerifrons* Hk., *Brongniartii* Bory, *draconopterum* Hk.), les deux autres (*D. macrodon* Reinw. et *D. petrophyum* Blume) en paraissent dépourvues. J'ai signalé, après M. Walter l'existence de *Polypodium* à cellules scléreuses cristalligènes, mais il ne semble pas qu'on observe ici ce qu'on voit dans les *Lomariopsis*, où les gros cristaux des sclérites de la tige et du pétiole se résolvent pour ainsi dire dans le limbe en une multitude de très petits cristaux restant dans les cellules scléreuses, ou, au contraire, se répandant

taille assez considérable. On voit alors très bien leur structure radiée, et qu'ils sont entaillés, çà et là, de fentes plus ou moins larges. Ces sphéroïdes se dissolvent rapidement dans l'eau chaude, assez lentement dans l'eau froide. Avec l'acide sulfurique ils donnent les cristaux de gypse caractéristiques. Des essais faits par mon ami M. Belzung, il résulte que l'extrait alcoolique de la plante évaporé très lentement à siccité donne des sphéroïdes qui, chauffés sur une lame de platine au feu réducteur, dégagent l'odeur caractéristique de l'acide succinique. D'autre part, le résidu de la calcination dissous et traité par le réactif molybdique, donne le précipité connu de phosphomolybdate d'ammoniaque (précipité jaune). Or des essais antérieurs (1), ont montré que l'acide malique existait dans certains sucs cellulaires en combinaison avec le calcium ; que, d'autre part (2), l'acide malique pouvait s'associer au phosphate de calcium pour donner un malophosphate. Nous devons donc présumer (car la difficulté d'obtenir le sel pur ne permet pas d'affirmer la chose), que ces sphéroïdes sont du malophosphate de calcium. En tout cas, à ma connaissance, c'est la première fois que l'on signale dans la cellule végétale le dépôt *spontané* d'une combinaison calcique à acide organique autre que l'acide oxalique. Ce dépôt, qui se produit dans les *Angiopteris* et dans les Euphorbes par l'action déshydradante de l'alcool, peut donc s'effectuer d'une façon normale au cours de la végétation.

L'extrait alcoolique des *Nephrolepis* contient, outre les sphéroïdes précités, de nombreux et très gros cristaux cubiques qu'il est facile de séparer. Ces cristaux s'accroissent sans perdre de leur transparence dans une solution saturée de chlorure de potassium; on doit donc les rapporter à ce sel. Enfin la liqueur laisse déposer en même temps des sphéro-cristaux lamelleux semblables à ceux de l'*Angiopteris*, et dont la nature n'a pu être déterminée. Les feuilles de *Nephrolepis* épuisées par l'acide chlorhydrique étendu n'ont pas donné par évaporation le plus petit dépôt d'oxalate de calcium.

(1) E. Belzung et G. Poirault, *Sur les sels de l'Angiopteris evecta et en particulier le malate neutre de calcium* (Journal de Botanique, 1-16 août 1892).

(2) Belzung, *Nature des sphéro-cristaux des Euphorbes cactiformes*, même recueil, Juin-Juillet 1893.

dans le parenchyme. Les *Notochlæna* et les *Monogramme* paraissent dépourvues d'oxalate. Les *Gymnogramme* nous montrent des faits analogues à ceux que nous avons vus pour les *Polypodium*. Ainsi les *Leptogramme* (comme les *Dictyopteris*) renferment à la fois des espèces oxalifères (*L. decurrenti-alata* Hk., *opaca* Spreng.), et d'autres (*L. pilosa*, *Totta*, *polypodioides*, *diplazioides*, *aurita*, etc.) dépourvues de cristaux. Parmi les *Eugymnogramme*, toutes ces espèces américaines d'un port si spécial (*G. incisa*, *mohriæformis*, *Lindigii*, etc.) ne contiennent pas de cristaux, non plus que les espèces de la section *Ceropteris*, le *Syngramme alismæfolia*, etc. Dans une douzaine de *Selliguea*, je n'ai pas trouvé d'oxalate, mais il y en a dans le *S. javanica* (sphéroïdes). Le *Brainea insignis* n'a pas d'oxalate, non plus que les *Antrophyum*, *Vittaria*, *Tænitis*, mais ce sel cristallise en prismes très nets dans certains *Meniscium* et le *Drymoglossum carnosum*.

Je n'ai pu étudier qu'une quarantaine d'espèces de ce beau genre *Acrostichum*; toutefois, ce que j'en ai vu confirme encore ce que j'ai déjà dit. Certaines sections paraissent plus spécialement riches en oxalate; la même section montre des espèces à cristaux, d'autres qui en sont dépourvues. Les sphéroïdes sont rares (*A. quercifolium*), de même que ces formes en doubles pinceaux, qui se déposent là où la cristallisation se fait mal. Les formes microcristallines sont fréquentes; la taille des cristaux variant de 1–2 μ (*A. elatum* Fée, *appendiculatum*, *aspidioides*). Ailleurs (*A. costatum*), il y a dans chaque cellule un groupe de cristaux assez gros, ou bien (*A. Feei*, *A. Blumeanum*) un seul cristal. Les *Lomariopsis* précédemment cités se rattachent à ce groupe. Les *Platycerium* semblent dépourvus de cristaux.

4° *Nodules siliceux des Marattiacées.* — La présence de *nodules siliceux* à l'intérieur des cellules est un fait relativement rare, comme le lecteur pourra s'en assurer en parcourant l'excellent livre de M. Kohl (1). Mettenius a décrit dans

(1) *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze u. Kieselsaüre in der Pflanze*, Marburg, 1889.

certains *Trichomanes* (et seulement chez ces plantes parmi les Hyménophyllacées), des cellules silicifères spéciales auxquelles il a donné le nom de *stegmates* (1). M. Kohl a recherché ces productions dans beaucoup d'autres Fougères, les Marattiacées, les Hydroptérides, mais sans résultat (2). De mes recherches personnelles il résulte, que dans le *Marattia Brongniartii* et l'*Angiopteris evecta*, *certaines cellules épidermiques contiennent des nodules siliceux*. Ces formations sont très développées dans la première de ces plantes, où on les rencontre surtout dans l'épiderme recouvrant les nervures, et, çà et là, dans la couche sous-épidermique. L'épiderme supérieur en contient aussi, mais beaucoup moins. Elles se présentent sous la forme de masses plus ou moins sphériques, ou ovoïdes, irrégulièrement mamelonnées, et rappelant au premier abord les cristallisations dites en *choux-fleurs;* toutefois ce n'est qu'une apparence, car l'examen en lumière polarisée prouve que ces masses sont amorphes ; elles restent éteintes entre les nicols croisés. Leur réfringence se rapproche beaucoup de celle de la glycérine; aussi bien ces nodules sont-ils difficilement visibles dans ce liquide. Quand on traite des fragments d'épiderme par l'acide sulfurique concentré, les nodules paraissent attaqués; mais, c'est encore une illusion tenant à la réfringence, car on les retrouve intacts quand on remplace l'acide par de l'eau. M. Rosanoff (3) avait déjà signalé ce fait pour d'autres concrétions analogues. La nature siliceuse de ces formations me paraît suffisamment démontrée par les essais suivants :

1° Ces nodules sont insolubles dans l'acide sulfurique concentré à froid et à chaud. Dans ces conditions, le tissu est rapidement détruit, et, sur le fond brun de l'acide coloré par les matières organiques décomposées, on voit les nodules se détacher en clair. Ils sont insolubles dans les

(1) *Ueber Hymenophyllaceen*. (*Abh. d. math. phys. Klasse d. K. Sächs. Ges. d. Wiss.*, t. VII., n° 2).

(2) Kohl, *Kalksalze und Kieselsaüre in Pflanze*, Marburg, 1889.

(3) Rosanoff, *Ueber Kieselsaüreablagerungen in einigen Pflanzen* (*Botanische Zeitung*, 1871).

acides chlorhydrique et nitrique, même après calcination;

2° Une feuille du poids de 3 grammes a été lavée à l'eau distillée, et chacune des folioles essuyée avec le plus grand soin pour la débarrasser des particules siliceuses étrangères adhérentes à sa surface. Cette feuille, réduite en fragments, a été incinérée dans une capsule de platine, les cendres lavées à plusieurs reprises à l'acide chlorhydrique étendu pour les débarrasser de tous les produits solubles. Il reste alors une poudre grisâtre qui *crie* quand on la frotte contre les parois avec une spatule de platine, et raye la capsule. L'examen microscopique montre que cette poudre est exclusivement formée des nodules précédemment décrits; transparents sur les bords, ces nodules sont opaques et noirâtres dans leur partie centrale, ce qui tient à la présence d'un dépôt de charbon dans les anfractuosités creusées à l'intérieur de leur masse. Ce charbon, qui provient de la combustion incomplète des matières organiques mêlées à la substance minérale, est très difficile à brûler; on peut le calciner longtemps à l'air, le chauffer à plusieurs reprises avec de l'acide nitrique, la poudre reste toujours grise. 3 grammes de parties vertes de feuilles ont donné 5 milligrammes de nodules;

3° L'essai au chalumeau avec la perle de sel de phosphore montre que ces nodules ne se dissolvent pas. On les retrouve à très peu près intacts, quand, après l'avoir longtemps chauffée, on dissout la perle dans l'eau distillée;

4° Dans un creuset de platine, on met un peu de la poudre grise avec de l'acide sulfurique auquel on ajoute quelques cristaux de fluorure d'ammonium. Bientôt, il se dégage des fumées blanches caractéristiques du fluorure de silicium, et le dégagement devient abondant quand on chauffe. Si l'on recouvre le creuset d'un couvercle de platine à la partie inférieure duquel on a déposé une goutte de carbonate de sodium, on voit, au bout de très peu de temps, cette goutte devenir opaline, et l'examen microscopique prouve qu'il s'est fait à son intérieur un dépôt de fluosili-

cate de sodium reconnaissable à sa forme cristalline. Cette réaction exige que le fluorure d'ammonium soit absolument pur ; car, le fluorure d'ammonium du commerce, qui contient toujours de la silice, chauffé avec de l'acide sulfurique donnera, dans tous les cas, du fluorure de silicium, et, par conséquent, dans la goutte de lessive alcaline, le dépôt de fluosilicate de sodium ;

5° La poudre grise traitée à chaud par l'acide fluorhydrique pur se volatilise complètement.

Si l'on parcourt les figures données par Mettenius ou les planches VI, VII et VIII du travail de M. Kohl, où cet auteur a rassemblé les formes principales de cellules à inclusions siliceuses, on ne trouve rien qui ressemble exactement à ce que nous venons de décrire. Ces productions diffèrent de celles des *Trichomanes* (et aussi de celles des Palmiers, Scitaminées, Pandanées, Orchidées) par leur forme et par leur situation. Dans toutes les plantes précitées, les cellules silicifères sont profondes, ici elles sont superficielles. Cependant, Mettenius a signalé dans l'épiderme de l'*Asplenium deltoideum* des formations qui se rapprocheraient peut-être plus qu'aucune autre des nodules siliceux du *Marattia Brongniartii*. Je n'ai pu, faute de matériaux, faire la comparaison.

Dans l'*Angiopteris evecta*, ces nodules sont beaucoup moins nombreux que dans l'espèce où nous venons de les étudier avec détails.

5° *Les bâtonnets intercellulaires.* — En 1873, M. Luerssen (1) a décrit de singuliers bâtonnets remplissant les méats du parenchyme dans les feuilles de Marattiacées. En 1875, le même auteur faisait connaître des formations identiques dans les pétioles de beaucoup de Fougères (2), et ces résultats furent confirmés successivement par M. Russow (3) (1883)

(1) Luerssen, *Ueber die Spaltöffnungen von Kaulfussia u. über centrifugales locales Dickenwachsthum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen.* (Bot. Zeit., 1873).

(2) Luerssen, *Ueber Intercellularverdickungen in parenchymatischen Grundgewebe der Farne* (Stzbr. d. Naturf. Ges. zu Leipzig, 1875, p. 76).

(3) Russow, *Zusammenhang d. Protoplasmas*, etc. (Sep.-Abdr. a. d. Stzbr. d.

par M. Terletzki (1) (1884), par M. Thomæ (2) (1886). Presque partout ces formations se présentent avec les mêmes caractères. Ce sont des prolongements bacillaires ou coralloïdes, ou de courtes protubérances faisant plus ou moins saillie dans la lumière du méat. M. Luerssen les avait d'abord regardés comme des prolongements plus ou moins cutinisés de la membrane, quand M. Russow proposa une autre interprétation qui parut d'abord bien cadrer avec certains faits observés précédemment. En effet, la présence de communications protoplasmiques venant d'être signalée, on crut reconnaître que le protoplasme pouvait se répandre en dehors des cellules dans les méats, et alors on considéra ces bâtonnets comme le produit de l'activité de ce plasma extra-cellulaire (Russow, Terletzki. — Thomæ, *l. c.* p. 17). Mais M. Gardiner, puis M. Schenk, montrèrent l'inexactitude de cette manière de voir, et que ce prétendu revêtement plasmique n'était autre chose qu'une dépendance de la lamelle moyenne. Enfin M. Schenk (3) s'assura directement que les bâtonnets des Marattiacées étaient de même nature que cette lamelle moyenne. D'ailleurs, ces productions ne sont pas spéciales aux Fougères ; M. Nillsson (4) les a observées dans l'*Hepatica triloba*, M. Poulsen (5) dans l'*Eupæpalanthus Freyressii*, et plus récemment M. Mangin (6) dans les Prêles, le Chou, l'Hellébore. Ce savant considère ces bâtonnets comme des « composés pectiques » accumulés à la surface de la

Dorpater Naturf. Ges. Septembre 1883). Je n'ai pas vu ce Mémoire, non plus que le suivant, du même auteur : *Ueber die Auskleidung d. Intercellularen* (Même recueil, 1884).

(1) Terletzki, *Vegetationsorgane von Struthiopteris u. Pteris* (*loc. cit.*).

(2) Thomæ, *Die Blattstiele d. Farne* (Jahrb. f. Wiss. Botanik, t. XVII, 1886).

(3) Schenk, *Ueber die Stäbchen in den Parenchymintercellularen d. Marattiaceen* (Ber. Deutsch. Bot. Ges., t. IV, p. 88).

(4) Hj. Nillsson, *Dikotyla jordstammar*, p. 203 (Lunds Univ. Arsskrift, t. XII) cité (de même que le Mémoire suivant) par M. Axel Vinge : *Bidrag till kännedomen..* (*loc. cit.*, p. 25).

(5) V. A. Poulsen, *Anat. Stud. over Eriocaulaceerne*, Copenhague, 1888, p. 105.

(6) Mangin, *Sur les composés pectiques* (*Journal de Botanique*), t. VI et VII). Dans la première partie de ce travail le lecteur trouvera un historique détaillé relatif à la lamelle moyenne.

membrane dans les espèces intercellulaires postérieurement a la formation de ceux-ci. M. Mangin a consacré à l'étude de cette question un mémoire étendu auquel nous renverrons le lecteur.

Si ces productions sont très fréquentes dans le pétiole, et aussi dans les tiges des Polypodiacées, elles le sont notablement moins dans le limbe (j'entends dans le parenchyme vert, car dans le sclérenchyme des nervures on peut les apercevoir chez beaucoup d'espèces). On peut même dire qu'en général ces bâtonnets manquent au parenchyme foliaire des Polypodiacées. Cependant j'en ai vu de très beaux exemples dans le parenchyme lacuneux formant la partie inférieure de la feuille de l'*Antrophyum ensiforme*. Quant aux *Microlepia*, M. Axel Vinge (1) ayant signalé la présence de ces bâtonnets intercellulaires dans le *Microlepia hirta* Kaulf., j'ai examiné les espèces du même genre (*M. speluncæ* (L.) Moore, *M. jamaicensis* Hk., *M. rhomboidea* Wall., *manillensis*, etc.), et je n'ai rien vu de semblable; toutefois, ces bâtonnets sont très abondants dans une plante décrite par Fée sous le nom de *Microlepia caudata* (Coll. Galeotti, Mexique, n° 6527). — Chez les Cyathéacées, ces bâtonnets paraissent, au contraire, extrêmement fréquents dans le parenchyme. Seulement ils ne sont pas toujours très apparents; et, si dans certaines espèces (*Cyathea Hookeri*, *C. dealbata*, *C. fulva*, *Hemitelia horrida*, *H. capensis*, *Alsophila podophylla*, *A. latebrosa*, *Balantium antarcticum*, *Dicksonia Berteroana*, *Matonia pectinata*), ils sont très longs, très gros et relativement espacés les uns des autres; si ailleurs (*Cyathea excelsa*, *C. quindinensis*), ils sont très fins et très serrés, chez certaines espèces (*Cyathea Lindeniana*, *C. divergens*, *Alsophila tomentosa* Hk., *Dicksonia cornuta*, *D. cicutaria*, *D. davallioides*, etc.), ils semblent manquer totalement. La répartition de ces productions dans les divers genres de Cyathéacées demande de nouvelles recherches : un fait certain dès à présent, c'est que ces bâtonnets ne sont pas spéciaux à un genre déterminé, mais se rencontrent dans beaucoup

(1) Axel Vinge, *Blattgewebe der Farne*. Bot. Centralblatt., t. XXXI., p. 290.

d'espèces de *Cyathea*, *Hemitelia*, *Alsophila*, *Dicksonia*. Ils sont extraordinairement développés dans le *Matonia*, mais manquent au *Sphæropteris barbata* Wall. (*Peranema Cyatheoides* Don). La systématique des Cyathéacées est si difficile, les genres sont si mal délimités, que je suis persuadé que l'étude anatomique des plantes de cette famille donnerait des résultats intéressants. Autant que j'ai pu en juger, dans une même espèce la présence ou l'absence de bâtonnets est un caractère très constant. — Ces formations revêtent dans un Polypode de l'Amérique du Nord, le *Polypodium Scouleri*, un aspect très particulier. Elles ne sont plus, comme précédemment, éparses dans les méats du parenchyme lacuneux, mais, au contraire, localisées sous les cellules circonscrivant l'ostiole où elles forment non plus des prolongements filiformes mais des crêtes très peu saillantes, qui, sur l'épiderme vu à plat, se présentent comme des sortes de stries assez rapprochées les unes des autres venant barrer la paroi externe de la cellule stomatique, comme le montre la figure 38 *bis*.



Fig. 38 *bis*. — *Polypodium Scouleri*. — Crêtes de « composés pectiques » à la face inférieure des cellules stomatiques.

B. *Structure des stèles ; leurs terminaisons*. — M. Van Tieghem admet que certaines tiges, celles des Fougères en particulier, possèdent plusieurs cylindres centraux qu'il désigne sous le nom de *stèles* (voir : le mémoire *Sur la Polystélie*. *l. c.* — *Traité de Botanique*, p. 1371, et aussi Strasburger *Bau u. Verrichtungen*, etc., p. 443). — La stèle des Fougères représente ce qu'on appelait autrefois le faisceau (*Gefässbündel*). Elle est souvent entourée d'une gaine scléreuse, qu'on peut

ler *gaine péristélique* (*Sklerenchymscheide*, *Skl.-belege*), en
ns de laquelle vient l'endoderme. Tout ce qui est compris
cet endoderme (*Schutzscheide*) et le liber constitue le
:ycle (*Geleitzellen*, *Phloemscheide*, *Strangparenchym*,
parte, *Cambiform*, p.p.). Mais M. Van Tieghem
rque que l'endoderme se dédouble fréquemment en
assises dont l'externe porte seule les cadres lignifiés et
l'interne vient s'ajouter au péricycle. Dans les petites
s, le péricycle manque souvent, et l'on ne retrouve plus
'assise endodermique interne.

liber débute par une assise de tubes criblés étroits
(*ophloemzellen*); puis viennent ds tubes criblés plus
s (*Siebröhren*), mélangés à des cellules libériennes
zellen, *Bastzellen*, *Cambiform* (p. p.). — M. Schwen-
r et les botanistes de son école divisent le « faisceau »
-à-dire tout ce qui se trouve entouré par l'endoderme)
eux parties : le bois (*Hadrom*), comprenant les vais-
(*Hydrom*) avec la gaine de cellules parenchymateuses
ifères qui les entourent, et le liber (*Leptom*), comprenant
ne nous appelons liber, et, en plus, la gaine de cellules
nchymateuses situées en dedans de l'endoderme (*Geleit-
n*). Sous le nom de *Strangparenchym*, on désigne à la
le péricycle (*sensu lato*) et le parenchyme entourant les
eaux (parenchyme périvasculaire).

ins sa course ascendante à travers la feuille, la stèle, qui
mitivement deux libers, tend à se réduire de plus en plus
disparition du liber tourné vers la face supérieure du
e. Dans quelques cas, cette réduction correspond exacte-
à l'arrivée de la stèle dans la lame chlorophyllienne
Haberlandt) (1). Ailleurs, elle peut déjà se produire dans
étiole (M. Thomæ), ou au contraire, — comme on peut

du bois (A) ou au contraire être interrompu aux deux extrémités de la lame ligneuse (B). On avait cru à l'origine que toutes les stèles de Fougères se rapportaient au premier type (A). Mais M. de Janczewski (1), et surtout M. Potonié (2), ont montré que dans ces prétendus « faisceaux concentriques » les tubes criblés ne faisaient pas exactement le tour du bois, — ce que M. de Bary avait d'ailleurs figuré sans le reconnaître (*Vergl. Anat.*, p. 356, fig. 160), — et que l'anneau était interrompu aux deux extrémités de la lame ligneuse. Le faisceau n'était donc pas concentrique mais bicollatéral (B). En réalité les types A et B se rencontrent souvent dans la même plante. Dans beaucoup de pétioles et dans le limbe on trouve un type intermédiaire (C). C'est celui où le liber dépassant les extrémités du bois ne forme cependant pas un anneau continu. En pareil cas, le bois a la forme d'une gouttière emboîtée pour ainsi dire dans une autre gouttière libérienne dont les bords se replient en dedans de la première, mais sans se réunir bout à bout. Tous ces types de structure sont extrêmement répandus, et il ne faut qu'un peu d'attention pour les distinguer.

Le mode de terminaison de l'appareil conducteur dans les feuilles a été jusqu'ici peu étudié.

M. de Bary (3) constate que les faisceaux diminuent de grosseur au fur à mesure qu'ils s'élèvent dans la feuille. « Dans les dernières ramifications on ne trouve, dit-il, que des trachées accompagnées de cellules allongées à parois minces dans lesquelles on ne reconnaît plus la structure des tubes criblés. Ces trachées font toujours suite à la partie vasculaire du faisceau. Ces ramifications viennent d'ordinaire se terminer dans le parenchyme chlorophyllien; plus rarement, dans les Monocotylédones à feuilles coriaces (*Rhapis*, *Vanda*), elles sont enveloppées à leur extrémité d'une gaine sclérenchymateuse.

(1) De Janczewski, *Tubes cribreux*, (l. c.).

(2) Potonié, *Leitbündel d. Gefasskryptogamen*. Jahrb. d. Kgl. Bot. Gartens zu Berlin, tome II, 1883).

(3) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 113, 386, 389, 391.

favorables aux observations. Les figures 39 et 40 permettent de se rendre compte de la structure de ces terminaisons dans la première de ces espèces, où on les trouve répandues sur toute la face supérieure au milieu des mailles plus ou moins grandes formées par les nervures de divers ordres. Quand on regarde la feuille par transparence, les ampoules terminales de section elliptique ou arrondie tranchent par leur couleur jaune clair sur le fond sombre du parenchyme. Ces ampoules sont indiquées à la surface de la feuille par autant de taches blanchâtres, aspect dû au carbonate de calcium qui recouvre l'épiderme au-dessus de la terminaison. M. Kohl (1) dit que si l'on vient à enlever ce dépôt il ne se reforme plus; je n'ai pas vérifié le fait, et signalerai seulement la structure cristalline de ce dépôt calcaire qui, dans le fond de ces dépressions épidermiques, se présente sous la forme de rhomboèdres très nets enchevêtrés les uns dans les autres, structure surtout visible par l'emploi de l'acide acétique faible, ou en lumière polarisée. Les cellules de ces plages épidermiques calcifères contiennent un protoplasme abondant, avec un gros noyau dépourvu de cristalloïdes, de la chlorophylle et de l'amidon. Elles sont en communication les unes avec les autres par de très fins et très nombreux canalicules (2). L'examen des coupes longitudinales et transversales permet de voir plusieurs détails qui ont échappé à M. de Bary : 1° La gaine péristélique accompagne la stèle

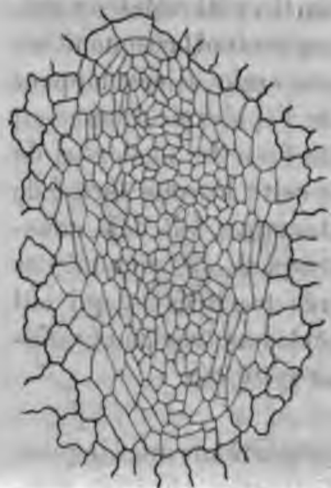


Fig. 39. — *Polypodium phymatodes*, feuille. — L'épiderme de la face supérieure au-dessus d'une terminaison de stèle.

(1) Kohl, *Kalksalze*, etc., p. 100.

(2) Voir plus haut le paragraphe relatif aux communications protoplasmiques.

jusqu'à son extrémité et ne fait défaut qu'à la face supérieure appliquée sous l'épiderme; elle a donc dans son ensemble la forme d'une sorte de cuiller tapissée intérieurement par l'endoderme dédoublé dont la couche externe formée de cellules à cadres lignifiés et non plissés touche directement l'assise épidermique (fig. 40 et 42).

2° Le gros de la terminaison est constitué par des trachéides spiralées ou réticulées entremêlées de cellules parenchymateuses, comme l'a fort bien vu M. de Bary; mais cet auteur ne dit rien des tubes criblés; or ceux-ci arrivent presque jusqu'à l'extrémité où on les trouve encore formant une rangée discontinue touchant d'une part l'assise interne de l'endoderme (*Geleitzellen*, Russow), et séparés de la masse des trachéides par deux ou trois couches de cellules beaucoup plus larges qu'elles, pourvues d'un très gros noyau allongé et d'un protoplasme granuleux (1). En somme ces tubes criblés subissent, en arrivant dans l'ampoule terminale, une modification comparable à celle que subissent les vaisseaux eux-mêmes: ils se raccourcissent: mais à l'inverse de ce qui a lieu pour les vaisseaux, ils n'augmentent pas de diamètre et leur petitesse, la minceur de leurs parois rendent leur étude assez délicate. Toutefois sur des coupes suffisam-

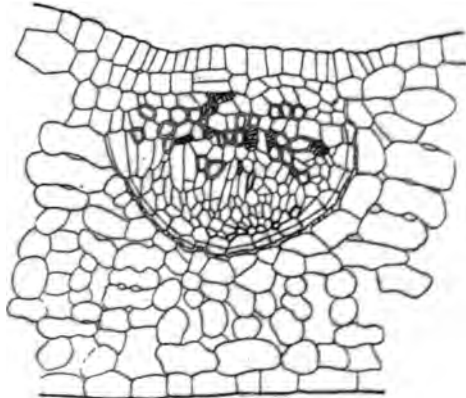


Fig. 40. — *Polypodium phymatodes*. feuille. — Coupe transversale de l'ampoule stélique terminale (gross. 225).

(1) Ces faits sont en contradiction avec ceux énoncés par M. Haberlandt (*Ueber collaterale Gefässbündel im Laube d. Farne*, loc. cit., p. 128). D'après ce savant, à l'extrémité des nervures, l'endoderme perdrait ses caractères habituels, et, d'autre part, les fines nervures seraient exclusivement constituées par des trachéides sans tubes criblés.

ment minces il est facile de s'assurer que ces tubes ne diffèrent des autres que par leur petite taille. Les faces longitudinales sont couvertes de cribles relativement grands; la coupe longitudinale d'une de ces parois montre une série d'étranglements et de dilatations assez régulièrement espacés. Les étranglements correspondent aux cribles et, sur de bonnes préparations, effectuées d'après les méthodes en usage pour mettre en évidence les communications protoplasmiques, on peut s'assurer de la perforation. Peut-être se forme-t-il des cals; en tous cas la formation est peu abondante, et j'ai vainement cherché sur ces tubes les grands dépôts calleux si fréquents dans les stèles de la tige et du pétiole.

Telle est en général la structure d'une terminaison; ce qui varie c'est la grosseur de la stèle terminale, la forme de la terminaison (allongée *Scolopendrium*, etc., arrondie *Polyp. decurrens*, etc.), la proportion relative de trachéides et de cellules du parenchyme, le nombre et la taille des derniers tubes criblés, etc. Le plus souvent la stèle se redresse graduellement vers l'épiderme supérieur; mais ailleurs (*Polypodium lingua*, etc.), le redressement est brusque.

L'épiderme qui recouvre la terminaison ne paraît pas toujours sécréter du carbonate de chaux; ses cellules sont dans certains cas (*Polyp. appendiculatum*) remplies d'un liquide rougeâtre (anthocyanine?).

2° *Terminaison profonde.* — La stèle enveloppée de son endoderme dédoublé et de sa gaine s'effile, ou, au contraire, se dilate en massue et vient se terminer dans le parenchyme vert. La gaine ne s'ouvre plus à sa partie supérieure comme dans le cas précédent, mais à part cela toutes les particularités anatomiques ci-dessus mentionnées retrouvent ici leur place. Le fond de ce sac constitué par la gaine et l'endoderme dédoublé est occupé par des trachéides et quelques cellules parenchymateuses, souvent par des trachéides seulement (*Cyrtomium falcatum*), fig. 41. Très près de l'extrémité, les tubes criblés se montrent encore à la

complètement la terminaison vasculaire; je le croirais volontiers, mais la question demande de nouvelles recherches. — Le mode de terminaison des stèles dans le *Polypodium lucidum* mérite d'être signalé; la terminaison a lieu du côté de la face inférieure, l'épithème est très développé. D'autre part la stèle n'arrive pas jusqu'à l'épiderme inférieur (comme, par exemple, celles du *Polyp. phymatodes* (fig. 40) arrivaient jusqu'à l'épiderme supérieur), elle en reste séparée par un massif de cellules paraissant assez fortement unies entre elles, massif limité extérieurement par une fossette épidermique analogue à celles dont il a été question plus haut, et comme elles dépourvue de stomates. Dans le limbe de la feuille, à une très faible distance du point où une stèle vient finir, on trouve les deux libers, et dans certains cas, la structure est nettement concentrique; puis, quand on approche de la terminaison, c'est le liber inférieur qui disparaît, et le liber supérieur qui subsiste fig. 43 (1).

(1) On pourrait peut-être rapprocher de ce mode de terminaison celui qui a été décrit par M. Renault (*Botanique fossile*, t. III, p. 130) dans le *Lageniopteris* (?) *ovalifolia*, et où l'on voit la partie terminale de la stèle se dirigeant vers la face inférieure, comme dans le cas présent, coiffé d'un massif de grandes cellules qui correspondent peut-être à cet amas de cellules séparant l'épiderme de l'endoderme.

RECHERCHES

SUR LA FORMATION

DES HUILES GRASSES

ET DES HUILES ESSENTIELLES

DANS LES VÉGÉTAUX

Par M. EUGÈNE MESNARD.

INTRODUCTION

L'étude du contenu de la cellule végétale est loin d'avoir été poussée jusque dans ses moindres détails. Certains corps figurés (grains de chlorophylle, amidon, grains d'aleurone, etc.), visibles au microscope, et quelques substances dissoutes dans le suc cellulaire (sucre, tannin, etc.), susceptibles d'être mises en évidence à l'aide de réactifs spéciaux, ont déjà été décrits par les auteurs, mais le nombre en est encore trop restreint pour qu'on puisse entreprendre, jusqu'ici, de relier entre elles toutes les données acquises et d'établir, d'une manière positive, les grandes lignes de l'histoire de la Biologie cellulaire.

Il appartient, sans nul doute, à la technique microchimique, déjà employée par plusieurs auteurs, de définir les relations qui peuvent exister entre les différentes substances renfermées dans la cellule végétale, considérée aux diverses phases de sa vie, et d'établir des équations chimiques qui résument les principaux faits; mais la science actuelle est encore bien loin du but qu'elle a le désir d'atteindre.

Dans le présent travail, je me suis proposé d'étudier deux catégories de substances, les *huiles grasses* et les *huiles essentielles*, substances très différentes les unes des autres, non seulement par leur composition chimique, mais aussi par leur importance physiologique.

Dans tout être vivant, l'activité physiologique de la cellule comprend deux phases principales : l'*assimilation*, travail de synthèse par lequel les éléments chimiques des composés minéraux du milieu extérieur se combinent avec le carbone pour devenir partie intégrante du corps protoplasmique, du noyau, des leucites et de la membrane ; la *désassimilation*, travail de décomposition chimique par lequel les substances incorporées dans la cellule sont amenées à redescendre pour ainsi dire, un à un, tous les degrés que l'assimilation leur avait fait monter. Mais tandis que l'assimilation peut devenir très faible et même s'annuler complètement si les matériaux constitutifs du protoplasma de la cellule lui parvienent tout formés, la désassimilation est un phénomène indispensable au bon fonctionnement de la cellule et elle ne saurait être nulle.

Les huiles grasses sont des produits d'assimilation ; les huiles essentielles sont des produits de désassimilation.

Pour arriver à déterminer l'origine et les affinités de ces deux catégories de substances, j'ai été obligé, chemin faisant, d'étudier, en même temps, les autres substances renfermées dans les cellules que j'avais à considérer. Il ne s'agit pas, en effet, de cellules protoplasmiques quelconques, mais de cellules dont le protoplasma est pourvu de chlorophylle. On sait que cette matière pigmentaire est l'intermédiaire, en quelque sorte obligé, entre les radiations lumineuses, phénomène physique et source d'énergie, et les substances chimiques mises en présence dans les cellules de la plante, et qu'elle joue un rôle très important dans les phénomènes d'assimilation et de désassimilation. De sorte que, dans le fait, en étudiant le mode de production et l'origine des huiles grasses et des huiles essentielles, et des autres substances qui

gravitent autour d'elles, j'ai eu à examiner successivement les principaux points de l'histoire d'une cellule à protoplasma chlorophyllien. Mon travail, exclusivement basé sur des réactions microchimiques, se subdivise de la manière suivante :

PREMIÈRE PARTIE. — *Mode de production et origine des huiles grasses dans les végétaux.*

Comprenant :

1° Historique et procédés de technique;

2° Localisation des huiles grasses pendant la germination des graines ;

3° Mode de localisation des huiles grasses pendant la formation des fruits et des graines.

DEUXIÈME PARTIE. — *Origine du parfum des plantes.*

Comprenant :

1° Historique et procédés de technique;

2° Localisation des huiles essentielles dans les plantes;

3° Considérations générales sur la production du parfum des plantes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

L'extraction des huiles grasses et celle des huiles essentielles donnent lieu à deux industries extrêmement florissantes, dont les procédés pratiques sont cependant loin d'avoir atteint toute la perfection désirable. Les considérations que j'ai développées dans chaque cas auront peut-être l'avantage d'ouvrir un champ nouveau à la critique, et d'amener les industriels à réaliser des réformes avantageuses dans leurs procédés d'extraction.

PREMIÈRE PARTIE

MODE DE PRODUCTION ET ORIGINE DES HUILES GRASSES DANS LES VÉGÉTAUX

HISTORIQUE

Les huiles grasses formées par les végétaux s'accumulent ordinairement en très grande quantité dans les graines, où elles doivent servir à la nutrition des jeunes embryons. On en trouve également, parfois, dans la partie charnue des fruits, comme dans l'olive et le fruit du Cornouiller sanguin, dans les rhizomes, principalement chez les Monocotylédones.

Ces corps gras sont des éthers de la glycérine, c'est-à dire qu'ils sont formés par la combinaison de la glycérine, alcool triatomique, avec trois molécules d'acide gras (a. stéarique, a. oléique, a. margarique, etc.). Les corps gras possèdent, comme on le sait, la propriété commune à tous les éthers, de se dédoubler par *saponification*, sous l'influence des bases, des oxydes, des acides forts et de l'eau sous pression.

De nombreux observateurs se sont préoccupés de déterminer la quantité de matière grasse qui peut se trouver accumulée dans les végétaux et de préciser, dans la limite du possible, le rôle physiologique de cette substance.

En 1865, Fleury, utilisant le sulfure de carbone comme dissolvant, fait, un des premiers, des dosages de la matière grasse contenue dans des graines, examinées à différentes époques de la germination. En étudiant, par exemple, les

graines de Ricin, il constate que les matières albuminoïdes changent peu pendant la germination, que les huiles diminuent, tandis que le sucre et la dextrine augmentent en conséquence. Les résultats qu'il trouve pour le Colza, pour l'amande douce et l'Épurge sont beaucoup moins nets. Néanmoins, il s'en tient à sa première expérience et conclut que les huiles grasses donnent, en se transformant, d'abord du sucre, puis de la dextrine, et enfin de la cellulose, nécessaire à la formation de la jeune plante qui prend naissance.

Fleury (1) admet que l'oxygène de l'air brûle le carbone et l'hydrogène des corps gras, pour les amener à la composition des hydrates de carbone.

En 1871, M. Müntz (2) étudie également les phénomènes chimiques qui accompagnent la germination en faisant germer, sur du papier, des graines de Colza et de Pavot. Il dose les acides gras et constate qu'au bout de 5 à 6 jours de germination, la matière grasse neutre n'existe presque plus dans les jeunes plantes, mais qu'il y a une augmentation dans la quantité des acides gras.

Les analyses minutieuses auxquelles s'est livré M. Müntz ne lui ont pas permis de retrouver la glycérine. Il admet néanmoins que les huiles sont dédoublées par saponification, et suppose que la glycérine est immédiatement absorbée par les tissus.

Boussingault (3) et Pelouze avaient déjà fait des observations analogues. Mais les auteurs que je viens de citer employaient les procédés ordinaires de la chimie, et il leur était impossible de dire dans quelles parties des organes se faisait la dissociation et comment s'opérait la transformation des matériaux ainsi mis en liberté.

Pour préciser davantage le problème, il fallait se livrer à

(1) Fleury, *Recherches chimiques sur la germination* (Ann. Chimie et Physique, 1865).

(2) Müntz, *Recherches sur la germination des graines oléagineuses* (Ann. de Chimie et de Physique, 1871).

(3) Boussingault : *Économie rurale*, I, p. 300.

des études plus minutieuses, telles qu'on peut les réaliser par l'analyse microchimique.

Dans cet ordre d'idées, M. Sachs (1) commence, dès l'année 1859, à publier les résultats de ses intéressantes recherches sur les transformations que subissent les substances de réserve pendant la germination, travaux qu'il continue pendant plusieurs années. M. Sachs emploie une nouvelle méthode d'investigation qui lui permet de suivre, sous le microscope, les principales transformations des substances de réserve. Malheureusement sa technique était incomplète. Ce physiologiste n'avait guère, en effet, à sa disposition, que la réaction de l'iode sur l'amidon qui lui a permis de décrire l'histoire de cette importante substance de réserve. Pour les huiles, il devait s'en tenir, soit à l'examen direct, soit à l'action de l'acide sulfurique sur les préparations, méthode indiquée par Payen.

M. Sachs étudie, en même temps, le mode de localisation des substances sucrées, en employant la liqueur cupro-potassique.

A la suite de ces recherches, M. Sachs admet que l'huile, comme l'amidon, peut servir à l'élaboration des cloisons cellulaires des embryons qui ne peuvent encore assimiler. L'huile disparaît au fur et à mesure du développement des cellules et elle se trouve partout, en totalité ou en partie, transformée en amidon, substance que l'on considère comme un produit d'assimilation (2). La matière amylacée dont il s'agit est appelée *amidon transitoire*, car elle apparaît comme une substance passagère, au commencement d'une nouvelle vie.

D'autre part, M. Sachs s'attache à démontrer la relation intime qui existe entre l'amidon et le glucose, et la transformation de ces substances en cellulose. Cette matière de réserve peut même à son tour donner la matière grasse.

(1) Sachs : *Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen* (Bot. Zeit., 20 mai 1859).
(2) J. Sachs, *Traité de physiologie.*

Dans les graines oléagineuses, la matière grasse est donc la forme stable des produits élaborés. D'un autre côté, pendant la maturation des mêmes graines oléagineuses, l'amidon et le glucose donnent naissance à des matières grasses.

Mais ce n'est pas tout; d'autres substances, au nombre desquelles il faut citer la mannite, les glucosides et le tannin, peuvent également donner lieu à de la cellulose ou à des matières grasses.

Comme on le voit, il existe, d'après M. Sachs, une relation intime entre tous ces hydrates de carbone : huile, amidon, sucre, cellulose, etc., et tous sont susceptibles de se transformer l'un dans l'autre. C'est cette théorie extrêmement importante, énoncée par M. Sachs, que l'on enseigne encore, principalement en Allemagne, sous le nom de « chaînes des hydrates de carbone ».

Par contre, M. Sachs insiste peu sur les relations qui peuvent exister entre les matières albuminoïdes et les hydrates de carbone. Toutefois, en s'appuyant sur les conclusions de Rochleder (1) et de Kékulé (2), il pense que les hydrates de carbone, élaborés par la chlorophylle, peuvent très bien s'unir aux produits azotés, transportés dans l'organisme sous forme de nitrates, et donner naissance aux albuminoïdes.

M. Sachs (3) admet aussi que l'huile de l'albumen est absorbée par les cotylédons et qu'elle chemine sans transformation préalable de cellule en cellule.

M. Detmer (4) admet la perméabilité de la membrane cellulosique pour l'huile, mais il pense que la matière grasse doit se transformer en amidon ou en d'autres produits semblables aux hydrates de carbone, afin de pouvoir pénétrer dans le sac protoplasmique des cellules.

Dans un travail récent, M. Schmidt (5) reprend à nouveau

(1) Rochleder, *Chemie und Physiologie der Pfl.* Heidelberg, 1852.
(2) *Lehr, der org. Chemie*, II, p. 356.
(3) Sachs, *Jahrbuch*, 1863.
(4) Detmer, *Keimungsphysiologie*, 1860.
(5) Schmidt, *Ueber Aufnahme und Verarbeitung von fetter Œlen durch Pflanzen* (Flora, juin 1891, vol. IV).

la question de la transformation des réserves. Il s'efforce de déterminer sous quelle forme les huiles peuvent traverser les membranes et suppose, comme M. Müntz, que l'huile se dédouble en acides gras et en glycérine.

De plus, M. Schmidt croit que l'absorption de l'huile par les cellules végétales se fait comme dans l'organisme animal et que l'acide libre sert à la formation d'un savon qui provoque, d'une part, une émulsion de l'huile, et rend, de l'autre, les membranes perméables à l'huile émulsionnée.

On sait peu de choses sur le mécanisme qui produit la dislocation des substances de réserve contenues dans les cellules.

On admet à peu près généralement que ces transformations sont des dédoublements avec hydratation, accomplis sous l'influence de *diastases* appropriées; qu'ils sont, en un mot, des phénomènes de *digestion* (1). A chacune des substances de réserve, correspond une diastase particulière.

La *saponase* serait la diastase capable de saponifier les corps gras et de les transformer en glycérine et en acides gras.

Plusieurs de ces ferments sont connus et s'appliquent parfaitement à certains cas particuliers, mais d'autres n'ont jamais été vus, et plusieurs auteurs, Nægeli et Mayer, et plus récemment encore M. Wortmann (2), mettent en doute l'existence de ces ferments et attribuent au protoplasma la propriété de digérer lui-même les produits qu'il a formés.

J. R. Green (3), dans une étude récente sur la germination du Ricin commun, admet l'existence d'un ferment pour les matières grasses.

Enfin M. Vogel (4) estime que la présence de l'huile n'est

(1) Van Tieghem, *Traité de Botanique*.

(2) Wortmann, *Ueber den Nachweiss, das Vorkommen und die Bedeutung des diastasischen Enzyms in den Pflanzen* (Bot. Zeit., 1890).

(3) J. R. Green, *On the germination of the seed of the Castor-oil plant* (*Ricinus communis*).

(4) Vogel, *Ueber den Einfluss der Keimung auf den Fettgehalt der Samen* (Sitzungen der mathematisch-physikalischen Classe der K. b. Akademie der Wissenschaften).

pas de grande utilité pour le développement de la puissance de germination. C'est du moins ce qui ressort des expériences de cet observateur, qui a pu faire germer des graines de Cresson, après que celles-ci eurent été traitées par l'éther de pétrole pendant plusieurs semaines.

TECHNIQUE MICROSCOPIQUE

Rappelons brièvement quels sont les procédés de technique microscopique qu'il convient d'employer pour l'étude des localisations des différentes substances qui peuvent se rencontrer dans les cellules, en même temps que les huiles grasses.

Réactions des huiles grasses. — 1° L'*examen microscopique* le plus simple suffit, dans quelques cas, pour reconnaître la présence des huiles dans les cellules végétales. On aperçoit facilement, en effet, dans les cellules des albumens parvenus à maturité, des globules parfaitement sphériques, apparaissant chacun, en coupe optique, comme un cercle gris blanc, entouré d'une ligne noire. Lorsqu'on abaisse le tube du microscope, l'anneau noir fait place à un anneau brillant.

S'il s'agit d'une bulle d'air, l'anneau noir qui délimite la bulle augmente de largeur et d'intensité au lieu de s'éclairer.

2° *Acide sulfurique.* — En déposant, sur une coupe microscopique, une goutte *d'acide sulfurique*, comme l'a indiqué Payen, l'huile sort de tous les côtés et se réunit en gouttelettes sur les bords de la préparation. Ce moyen est évidemment imparfait et il ne peut pas servir à l'étude de la localisation de la matière grasse.

3° *Acide osmique.* — En solution aqueuse à 1 p. 100, cette substance possède la propriété de faire noircir les graisses.

Malheureusement elle noircit en même temps les tannins, les huiles essentielles, le protoplasma vivant lui-même.

Au surplus, l'acide osmique a l'inconvénient de contracter le sac protoplasmique, au lieu de le distendre comme il conviendrait, ce qui rend la lecture des préparations très difficile.

4° *Teinture d'Orcanette.* — Ce réactif, obtenu en traitant les racines d'*Orcanette* par l'alcool fort, peut servir à colorer les globules d'huile, ou plus facilement encore le protoplasma dans lequel l'huile se trouve en partie dissoute, mais la réaction n'est pas très accusée et ne donne que des renseignements insuffisants.

Orcanette acétique. — M. L. Guignard a employé la *teinture d'Orcanette*, en y ajoutant de l'acide acétique, comme colorant des huiles. Ce réactif réussit parfaitement lorsqu'il s'agit de globules isolés et bien formés, mais lorsque les cellules sont en même temps encombrées par d'autres substances de réserve, amidon, albuminoïdes, etc., la coloration ne se produit pas ou bien se produit mal.

5° *Vapeurs d'acide chlorhydrique pur.* — J'obtiens avec beaucoup de certitude la localisation des huiles grasses, en employant le procédé suivant (1) :

Les coupes sont placées dans une goutte de glycérine pure fortement sucrée et exposées dans une petite chambre spéciale à l'action de l'*acide chlorhydrique pur*, capable, comme on le sait, d'émettre, à la température ordinaire, des vapeurs d'hydrates acides.

Cette petite chambre, très semblable aux chambres humides employées pour la première fois par MM. Van Tieghem et Le Monnier pour la culture des Champignons inférieurs sous le microscope, s'obtient en collant, avec du baume de Canada, sur une lame porte-objet, deux anneaux de verre concentriques, de dimensions inégales en hauteur et en diamètre, et en recouvrant le plus grand de ces anneaux par une lamelle couvre-objet ronde. L'anneau central sert de support à une lamelle couvre-objet plus petite qui reçoit, sur sa face supérieure, la goutte de glycérine sucrée et la préparation.

Le réactif (acide chlorhydrique) est déposé dans l'espace annulaire ménagé entre les deux anneaux concentriques.

(1) E. Mesnard, *Recherches sur la localisation des huiles grasses dans la germination des graines* (Comptes rendus, 16 janvier 1893).

La glycérine sucrée, très avide d'eau, comme on le sait, provoque une distillation rapide des vapeurs d'hydrates acides. De cette façon, j'obtiens, par une action lente et ménagée, facile à limiter d'ailleurs, l'hydratation complète des coupes en présence d'un acide.

La réaction se fait lentement et peut durer de 25 à 30 heures, lorsqu'on a affaire à des tissus très desséchés. Au bout de ce temps, le contenu des cellules s'est peu à peu détruit et l'huile se rassemble en un ou plusieurs globules très faciles à observer au microscope. On peut rendre les globules encore plus visibles en les colorant. Pour cela, on enlève, avec du papier buvard, le liquide en excès qui mouille la préparation, et, saisissant la lamelle avec des pinces, on expose la coupe pendant une ou deux secondes, à des *vapeurs d'iode sublimé*, obtenues très facilement en chauffant une paillette d'iode dans un verre de montre.

L'huile se colore en un beau jaune d'or limpide qui se détache très bien sur le fond jaunâtre trouble du sac protoplasmique.

L'acide chlorhydrique, étant très transparent, on peut, à la rigueur, simplifier le dispositif en employant une chambre humide, formée d'un seul anneau de verre, recouvert d'une lamelle couvre-objet qui reçoit la coupe sur sa face interne, mais il peut se produire des déplacements des gouttelettes d'huile. De plus, les gouttelettes liquides, résultant de la distillation du réactif, viennent se condenser sur la préparation et nuisent à la netteté de la vision.

Les gouttelettes d'huile grasse formées sous le microscope, résistent aussi longtemps qu'on les laisse exposées à l'action de l'acide. Les huiles essentielles, au contraire, qui se résolvent aussi en gouttelettes, sous l'influence du même réactif, comme on le verra plus loin, ne résistent pas plus de quelques minutes et disparaissent en produits diffusibles. Il en résulte donc un procédé sûr qui permet de distinguer ces deux catégories de substances.

Réaction des matières albuminoïdes. — On connaît plu-

sieurs réactions microchimiques des matières albuminoïdes et protéiques de réserve.

1° *Réactif de Millon.* — Ce réactif, obtenu en faisant dissoudre, à froid, du mercure dans un poids égal d'acide nitrique fumant et en étendant ensuite la liqueur d'un même volume d'eau, colore les substances albuminoïdes en rouge brun. Mais la réaction est assez lente et elle nécessite une véritable désorganisation des tissus.

2° *Teinture d'iode.* — L'iode colore les matières albuminoïdes de réserve en jaune. C'est un réactif appréciable dans certains cas. Il a l'inconvénient de colorer également le protoplasma.

3° *Liqueur cupro-potassique.* — Il est de beaucoup préférable d'employer la *liqueur cupro-potassique.* En faisant chauffer, pendant quelques secondes, une coupe microscopique, contenant des matières albuminoïdes, dans la liqueur de Fehling, on obtient une coloration violette très caractéristique.

4° *Acide chlorhydrique pur.* — Les vapeurs d'acide chlorhydrique, telles que nous les avons employées plus haut, servent également à caractériser les matières albuminoïdes de réserve, même en très faible quantité. Sous l'influence de ces vapeurs acides, il se produit une belle coloration violette, extrêmement vive, qui apparaît au bout de peu de temps et dure plusieurs heures. On sait que l'action de l'acide chlorhydrique sur les albuminoïdes donne lieu à une production de *syntonine* (1), dont la coloration est violette. Avec les albuminoïdes en voie de digestion ou en voie de formation, il se produit une coloration rose.

Par cette nouvelle méthode, on peut avec une même préparation, obtenir simultanément la localisation des matières albuminoïdes de réserve et celle des gouttelettes d'huile grasse qui persistent seules, après que la coloration violette de la syntonine a disparu sous l'influence d'un excès de réactif.

(1) Würtz, *Dictionnaire de Chimie.*

Les diastases, que l'on considère comme des substances azotées, ayant la même constitution que les albuminoïdes, se colorent aussi en violet par les vapeurs d'acide chlorhydrique. M. Guignard a obtenu la localisation des *ferments* des Crucifères par l'emploi de l'acide chlorhydrique pur et bouillant.

Amidon. — Il est souvent facile de reconnaître la présence des grains d'amidon dans les cellules sans qu'il soit nécessaire d'avoir recours à des réactifs spéciaux. Toutefois il vaut mieux essayer la réaction si caractéristique de l'iode en prenant les précautions indiquées par M. Sachs.

Il est quelquefois utile d'étudier simultanément la localisation de l'amidon et celle des autres substances de réserve, des matières albuminoïdes, par exemple. Pour cela, il suffit d'ajouter à la glycérine sucrée un peu d'eau iodée et d'exposer cette préparation aux vapeurs d'acide chlorhydrique, comme je l'ai indiqué précédemment. L'amidon se colore en bleu; ou plutôt, dans les parties où il y a de l'amidon et des albuminoïdes, on obtient une coloration générale bleu violet qui est la résultante de la teinte bleue de l'iodure d'amidon et de la teinte violette des albuminoïdes.

Lorsque l'amidon n'a pas été traité par l'iode il peut être désagrégé et détruit par les vapeurs d'acide chlorhydrique. C'est ce qui permet de faire apparaître les plus petites gouttelettes d'huile grasse qui peuvent se trouver dans les cellules. L'amidon partiellement transformé par la digestion en *amylo-dextrine* se colore en rouge acajou par l'iode. Les *dextrines* qui résultent de transformations plus avancées des mêmes substances se colorent en jaune par le même réactif.

Glucoses. — *Saccharoses.* — Les glucoses (maltose, dextrose, etc.) ont, comme on le sait, la propriété de réduire la *liqueur de Fehling* en produisant, dans les cellules, un précipité rougeâtre d'oxydule de cuivre. Le maniement de cette réaction est difficile et exige une certaine habileté. D'après M. Gaston Bonnier (1) voici comment il convient d'opérer :

(1) Gaston Bonnier, *Les Nectaires* (Ann. Sc. nat. Bot., 1879).

On met la préparation dans une goutte de liqueur de Fehling étendue et on chauffe doucement. On regarde au microscope dans quelles régions s'est formé le précipité jaune ou jaune rougeâtre (glucose). On intervertit par l'acide sulfurique ; on remet une goutte de liqueur cupro-potassique, on rechauffe. Si le précipité est plus abondant que dans le premier cas, c'est que l'accumulation de saccharose est notable.

LOCALISATION DES HUILES GRASSES PENDANT LA GERMINATION DES GRAINES.

1° Germination des graines oléagineuses proprement dites.

1° *Graine de Ricin.* — L'étude de la germination de la graine de Ricin, est, pour ainsi dire, devenue classique, et c'est tout d'abord sur cette graine que j'essaierai l'action des réactifs.

La graine de Ricin renferme, comme on le sait, un embryon, composé d'un axe (radicule, tigelle, gemmule), et de deux cotylédons très aplatis l'un contre l'autre, entourés de toutes parts par une masse épaisse d'albumen charnu.

Les grandes cellules qui composent cet albumen se prêtent très bien à l'étude des substances de réserve. En faisant bouillir, pendant quelques secondes, une coupe mince de cet albumen avec de la liqueur de Fehling, on constate qu'il se produit, dans toutes les cellules, une coloration violette, indice de la présence de matières albuminoïdes abondantes (Pl. VII, fig. 1). Sous l'influence de cette ébullition, les fines gouttelettes d'huile, répandues dans tout le protoplasma, se rassemblent et finissent par former une gouttelette plus grosse qui occupe le milieu de chaque cellule, refoulant les matières albuminoïdes dans les parties latérales.

a. *Ricin sur le point de germer.* — Examinons une graine sur le point de germer, c'est-à-dire simplement gonflée par

l'eau. Elle ne renferme pas d'amidon, ni dans l'albumen, ni dans le parenchyme des cotylédons ; la matière amylacée se localise dans l'axe hypocotylé.

L'assise épidermique qui recouvre les cotylédons, l'axe hypocotylé et la gemmule n'offre aucune distinction particulière. Toutefois, on remarque que, vis-à-vis de la partie basilaire de l'albumen, l'épiderme de l'embryon se colore en rose sous l'influence de la liqueur de Fehling ; les cellules épidermiques de cette région se sont un peu plus développées que partout ailleurs.

Comme conséquence de ce réveil de l'activité vitale de la surface épidermique de l'embryon, on peut constater qu'un certain nombre de cellules de l'albumen, situées au contact, sont partiellement vidées. C'est, en effet, en ce point que commence la digestion des réserves. Le phénomène s'étend ensuite peu à peu sur toute la longueur des cotylédons (Pl. VII, fig. 2).

b. *Ricin en pleine période de germination.* — Considérons maintenant ce qui se passe dans une période de germination un peu avancée. Les graines, placées à l'obscurité sur de la mousse humide, ont développé des racines ayant 25^{mm} de longueur ; l'axe hypocotylé, d'une longueur totale de 45^{mm}, est recourbé et aminci à sa partie supérieure ; il est, au contraire, renflé dans sa partie inférieure, celle qui donne naissance aux racines. Les cotylédons sont également très développés, mais ils n'ont pas encore rompu la masse de l'albumen qui les enveloppe comme une gaine.

L'examen microchimique des tissus montre que les progrès de la transformation des réserves ont été assez rapides. L'huile et les matières albuminoïdes n'existent plus que dans la partie périphérique et distale de l'albumen.

Dans ces régions de l'albumen, les réserves existent encore en totalité, mais, si l'on se rapproche des cotylédons, on rencontre des cellules complètement vidées ou ne renfermant, çà et là, que quelques rares globules d'huile et une certaine quantité de matières albuminoïdes plus ou

moins transformées en *pro-peptones* ou en *peptones* (Pl. VII, fig. 1 et 2).

Dans les mêmes cellules vidées de l'albumen on ne voit pas d'amidon, mais l'iode colore, en rouge acajou, des granulations qui correspondent, probablement, aux *amylites* de M. Belzung.

Les cotylédons ne renferment de l'huile que dans les cellules du mésophylle, sauf dans les parties où se forment les vaisseaux et dans l'assise de cellules en palissade située près de l'épiderme supérieur des cotylédons. La matière grasse, très abondante dans la partie supérieure des cotylédons, diminue rapidement en se rapprochant de la radicule et elle finit par disparaître.

Les matières albuminoïdes de réserve disparaissent de la même façon ; mais on les retrouve, en petite quantité, plus ou moins transformées en peptones, dans les vaisseaux libériens de l'axe hypocotylé. J'appellerai ces substances azotées ainsi entraînées dans les vaisseaux libériens, des *substances azotées de germination*. L'amidon qui faisait défaut dans l'albumen, apparaît nettement dans la mésophylle des cotylédons, sous forme de granulations extrêmement petites d'*amidon transitoire* et s'accumule, en quantité notable, dans les cellules de l'axe hypocotylé, suivant le mode de distribution qui a été indiqué par M. Sachs.

Les cellules de l'écorce et de la moelle de la partie supérieure de l'axe hypocotylé en voie de croissance renferment beaucoup d'amidon et un peu de glucose avec quelques gouttelettes d'huile et des traces de matières albuminoïdes. Mais, quand on se rapproche de la racine, dans les régions où l'axe a cessé de s'accroître, on ne trouve plus que du sucre. L'amidon, assez rare dans les cellules de l'écorce, et dans les cellules du parenchyme médullaire, se localise de préférence dans l'*endoderme*.

Comme on le voit, les phénomènes sont bien nets. L'huile et les matières albuminoïdes, amassées en grande quantité dans les cellules de l'albumen charnu du Ricin, disparaissent

peu à peu, et passent dans l'embryon pour servir à l'élaboration de nouveaux tissus. L'amidon n'existe pas dans l'albumen, mais il apparaît abondamment dans l'embryon et surtout dans la partie de l'axe hypocotylé qui se développe le moins. Cet amidon est ensuite transformé, et sur place, en glucose, qui contribue lui-même à la formation des cloisons cellulaires. Si l'on ne considère que la disparition progressive de l'huile de l'albumen, d'une part, et l'accumulation de matière amylacée qui se produit dans l'axe hypocotylé, d'autre part, on arrive, avec M. Sachs, à supposer que cet amidon provient de la transformation de la matière grasse. Mais on peut tout aussi bien établir la possibilité d'une relation analogue entre l'amidon de germination et les matières albuminoïdes de réserve. Il suffit, pour cela, d'admettre un dédoublement de ces matières azotées avec formation d'une substance ternaire, ce qui est possible.

Une troisième hypothèse peut encore être prise en considération. Elle consiste à admettre l'existence de la matière amylacée dans les cellules de l'albumen, en même temps que l'huile et les matières albuminoïdes, en supposant qu'elle ne puisse pas prendre la forme figurée des grains d'amidon. La teinture d'iode, qui colore les huiles en jaune et même en rouge, et les matières albuminoïdes en jaune, resterait sans action sur la matière amylacée non figurée.

Ainsi s'expliquerait la présence des *amylites*, colorables en rouge acajou, par l'iode et qui ne sont peut-être que des reliquats de substance amylacée plus ou moins transformée en érythro-dextrine ou en glucose, dissimulés dans l'huile ou dans les matières albuminoïdes.

D'ailleurs dans la germination du Ricin, les matières albuminoïdes de réserve jouent un rôle prépondérant. Les huiles se déplacent en même temps que ces substances et se localisent d'une manière analogue.

L'amidon transitoire, apparaît au contraire, dans les cellules de l'embryon et là seulement où il y a ralentissement

dans la croissance, dans l'écorce, dans la moelle et dans la partie rétrécie de l'axe hypocotylé.

Sans cette circonstance qui favorise la formation de l'amidon figuré, on n'en constaterait probablement pas le dépôt dans les cellules.

Sur la fin de la germination, les réserves oléagineuses et albuminoïdes ont complètement disparu.

Les cotylédons s'élargissent beaucoup et déchirent l'albumen dont les cellules sont à peu près complètement vidées. Les cotylédons renferment de la chorophylle mal élaborée et de l'amidon.

Grains d'aleurone. — Les recherches de Gris, de Maschke, et de MM. Pfeffer, Went, Wakker, Werminski et Van Tieghem, ont montré que les matières albuminoïdes de réserve se condensaient dans les cellules, sous forme de granulations que l'on a appelées *grains d'aleurone*.

D'après M. Van Tieghem, les grains d'aleurone ne sont pas autre chose que des hydroleucites albuminifères desséchés au moment de la maturation de la graine. Les grains d'aleurone renferment parfois des enclaves volumineuses (Ricin, Pin, Lin), appelées *globoïdes* et *cristalloïdes protéiques*. Dans les grains d'aleurone du Ricin, il existe à la fois des cristalloïdes et des globoïdes.

Les globoïdes ont une formule assez compliquée. On les considère comme étant du phosphate (glycéro-phosphate ou saccharo-phosphate) de magnésie et de chaux avec prédominance de la magnésie sur la chaux.

Les cristalloïdes peuvent se rattacher à deux types. Les uns sont monoréfringents et présentent l'hémiédrie tétraédrique du système cubique ; les autres sont biréfringents à un axe et offrent l'hémiédrie du système hexagonal. Le premier type se rencontre dans le Ricin.

Les huiles, comme je le montrerai plus tard, se séparent des matières albuminoïdes au moment de la maturation ; les cristalloïdes protéiques et les globoïdes s'isolent alors de la matière grasse, par suite de la perte d'eau que subit la graine.

Au moment de la germination, au contraire, les grains d'aleurone s'hydratent à nouveau et sont mis en œuvre comme je l'ai indiqué précédemment.

Rôle des diastases. — Le mode de dissolution des matières albuminoïdes de réserve est peu connu. On admet qu'il existe, dans les embryons, des diastases, capables de dédoubler ces matières, et de les transformer en *peptones :* ce sont les *pepsines.*

Ces ferments, il faut bien le dire, n'ont pas été beaucoup étudiés et encore moins isolés. Dans les graines de Ricin, il ne m'a pas été possible d'en reconnaître la présence.

D'ailleurs, étant donnée la superposition des matières albuminoïdes et des huiles dans les cellules, il faudrait admettre en plus, la présence, dans les mêmes cellules, de la *saponase*, chargée d'effectuer la dislocation des matières grasses.

L'existence de cette saponase n'est pas mieux démontrée dans le Ricin que celle des pepsines.

J'ai bien indiqué une région de l'épiderme de l'embryon, situé à la hauteur de la gemmule, et dont le développement des cellules semblait correspondre à un commencement de digestion des réserves, mais il ne faut pas y voir autre chose que le fait de l'accroissement anormal de l'épiderme lui-même chargé d'absorber les matières solubilisées dans les cellules de l'albumen.

Il n'y a pas émission d'un liquide diastasique de la part de cet épiderme.

Il faut alors supposer que le ferment se trouve répandu dans toutes les cellules de l'albumen. Cette hypothèse pourrait se comprendre, à la suite des expériences de M. Van Tieghem (1) qui a montré que l'albumen oléagineux du Ricin, même s'il est isolé, est encore capable de germer et de se développer en transformant les substances de réserve et en produisant même de l'amidon. Cet albumen vit, en un mot, d'une vie indépendante ; mais alors, il n'y aurait pas de rai-

(1) Van Tieghem, *Recherches physiologiques sur la germination* (Ann. sc. de l'École Normale, 2e série, II, 1873).

son pour que la digestion des réserves ne commençât pas dans tous les points de l'albumen à la fois, ce qui n'a pas lieu. En réalité, cette objection est exagérée. La force, qui opère la mise en œuvre des matières de réserve, se produit, et cela doit être, dans la direction de l'embryon, car, même si l'on écarte l'hypothèse d'une diastase, pour n'envisager que celle d'une hydratation pure et simple des matières albuminoïdes au moment de la germination, on comprend très bien que cette imbibition doive commencer tout d'abord du côté de l'embryon, c'est-à-dire du côté des cellules les plus jeunes et les dernières formées.

Les cellules de l'embryon ne sont pas, en effet, dans un état de dessiccation comparable à celui qui a frappé d'inertie les cellules de l'albumen : elles vivent encore de la vie ralentie, et elles doivent se montrer beaucoup plus aptes à s'hydrater dès la première tentative de germination.

De là, l'imbibition gagne facilement les cellules de l'albumen, les plus voisines de l'embryon, pour s'étendre, de proche en proche, à toutes les cellules. Et le rôle de l'eau est si réel, qu'il arrive fréquemment qu'une zone périphérique, mais très limitée, de mise en œuvre des réserves albuminoïdes et huileuses se déclare sur le pourtour de l'albumen, sous l'influence de l'eau qui vient de l'extérieur. En fait, cette portion de l'albumen se trouve placée dans les conditions de germination isolée réalisée par M. Van Tieghem.

Comme on le voit, il est plus simple d'admettre que les matières albuminoïdes, précipitées sous forme de cristalloïdes protéiques au moment de la dessiccation de la graine, reprennent, à la germination, une marche en quelque sorte inverse, sous l'influence de l'eau, et sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir des ferments. Les huiles, ainsi que je le montrerai plus tard, sont très probablement entraînées par les mêmes substances azotées, convenablement hydratées.

2° *Graine de Courge.* — Dans une graine de Courge à peine germée, c'est-à-dire ayant développé sa radicule de

2 à 3 millimètres seulement, les matières albuminoïdes et les huiles apparaissent dans toute l'étendue des préparations, c'est-à-dire depuis la partie supérieure des cotylédons jusqu'à la pointe de la radicule.

Lorsque la radicule a atteint 5 à 6 millimètres de longueur, les principaux phénomènes de la digestion des réserves sont bien indiqués. En effet, les matières albnminoïdes montrent leur belle coloration violette dans toute l'étendue des cotylédons ; mais cette coloration va en s'atténuant peu à peu dans l'axe hypocotylé où elle ne se montre plus guère que dans la zone des vaisseaux du bois et du liber et dans la pointe de la radicule.

On voit donc qu'il existe, dans la partie moyenne de l'axe hypocotylé, une certaine surface où les substances azotées de germination n'occupent que la zone des vaisseaux, et où l'étendue de leur répartition est, en quelque sorte, minimum. C'est dans les cellules qui sont, pour ainsi dire, dépourvues de matières albuminoïdes que l'on aperçoit l'amidon transitoire de germination.

L'huile qui, au premiers tade de germination, semblait se répandre en nappe uniforme de plus en plus faible, au fur et à mesure que l'on se rapprochait de la pointe de la radicule, s'étale encore d'une manière uniforme, mais elle cesse d'être visible un peu plus haut.

Dans un échantillon ayant développé un axe hypocotylé de 20 à 25 millimètres de longueur, mais possédant encore ses cotylédons emprisonnés dans les enveloppes de la graine, les vaisseaux conducteurs qui se ramifient dans les cotylédons sont bien développés et une triple rangée de cellules en palissade s'est formée sur la face externe de ces pièces foliacées.

L'huile semble se perdre au niveau de la gemmule. Les cellules en palissade constituent une zone de consommation sur place où les albuminoïdes et les huiles font défaut.

L'amidon de germination, peu abondant d'ailleurs, se maintient dans l'axe hypocotylé.

Un peu plus tard enfin, et lorsque les cotylédons se sont beaucoup développés, les réserves sont à peu près complètement consommées : l'huile ne se montre plus qu'en de très rares globules ; l'amidon n'existe que dans la gaine des vaisseaux ; et les matières albuminoïdes de germination se retrouvent, suivant la règle générale, dans les faisceaux libériens et dans les parties en voie de formation de la gemmule.

L'examen de la germination de la graine de Courge nous montre, comme précédemment le Ricin, que dans le jeu de la transformation des substances de réserve, le rôle prépondérant appartient aux matières azotées et que l'amidon, si l'on voulait s'en tenir aux relations de position, semblerait plutôt provenir de ces matières azotées que de l'huile, contrairement à l'opinion de M. Sachs.

Les diastases (saponase ou pepsine) ne semblent pas exister dans les cellules, car, nulle part, il n'y a de zone de digestion s'étendant comme une tache d'huile à partir d'un foyer où se concentrerait l'activité des ferments. Les huiles et les matières azotées sont consommées sur place et suivant les besoins des tissus, ainsi qu'on le voit sur l'emplacement des cellules en palissade.

3° *Graine d'Arachide.* — L'albumen de la graine mûre d'Arachide contient à la fois de l'huile, des matières albuminoïdes et une véritable réserve amylacée.

Considérons une graine en germination et dont les cotylédons commencent à sortir de la coque résistante qui les protège dans la graine. L'axe hypocotylé a alors 30 à 35 millimètres de long environ. A ce moment l'amidon se trouve encore répandu dans toutes les parties. Toutefois, il existe, au milieu du cotylédon, une zone centrale dans laquelle la matière amylacée paraît moins abondante.

L'amidon disparaît peu à peu dans le pétiole cotylédonaire, mais il se maintient dans l'endoderme des faisceaux. Une légère accumulation de cette substance se produit à la

base de la gemmule, dans la moelle de l'axe hypocotylé, et à la naissance des racines. Les substances albuminoïdes de réserve occupent principalement la partie centrale des cotylédons.

Dans toute la moitié externe de ces organes il existe une zone dans laquelle les vaisseaux forment une ligne d'absorption de toutes les substances de réserve (Pl. 7, fig. 3).

Les huiles ont un mode de localisation identique à celui des albuminoïdes. A la période de germination que nous considérons, les matières grasses occupent toutes les cellules de la zone centrale et de la moitié interne des cotylédons et quelques cellules du bord externe du même cotylédon. La zone de consommation n'en renferme plus que quelques rares globules.

A un état plus avancé de la germination, le réseau des vaisseaux étant à peu près entièrement formé, on ne trouve plus de matières albuminoïdes que dans la région centrale des cotylédons et près du bord externe, dans les parties où la digestion s'est effectuée lentement. L'huile se localise d'une manière analogue.

L'amidon est à son tour en pleine période de transport; les réactifs le montrent un peu plus abondant au voisinage des vaisseaux cotylédonaires, ce qui semble indiquer un déplacement de cette substance.

La disparition des réserves est à peu près totale lorsque la première feuille de la jeune Arachide atteint une longueur de 140 à 150 millimètres.

Remarque. — On rencontre également, dans les tissus, des files de cellules, peu abondantes d'ailleurs, dont le contenu se colore en rouge brun par l'acide chlorhydrique. Ce sont des cellules à tannin renfermant une substance que l'on a appelée l'*arachine*.

Nous venons de trouver en présence, dans les mêmes cellules de réserve, les matières albuminoïdes, l'amidon et les huiles grasses, et nous avons vu que ces substances

peuvent se comporter d'une manière absolument indépendante les unes des autres, pendant la germination : les albuminoïdes disparaissent d'abord, puis l'huile, puis enfin l'amidon.

L'influence de la formation des vaisseaux ou des tissus nouveaux sur la dislocation des matières de réserve est ici très évidente et il paraît difficile de faire intervenir l'action des diastases, car il faudrait subordonner l'existence de ces ferments à celle des cellules qui doivent se différencier en bois et en liber et que l'on voit se former, en des endroits géométriquement espacés.

4° *Graine de Colza.* — Les matières albuminoïdes de réserve existent en petite quantité dans la graine de Colza. L'huile est, au contraire, très abondante, et occupe toutes les cellules des cotylédons et même celles de l'axe, dans la graine mûre.

Lorsque la germination est un peu avancée, on observe que la matière grasse fait défaut dans la moitié interne des cotylédons, celle qui a formé des cellules en palissade.

L'amidon de germination, produit ici en faible quantité, se répand à peu près partout, sauf sur l'emplacement des faisceaux libéro-ligneux, mais il ne tarde pas à disparaître dans la région où se forme le tissu en palissade.

Il faut remarquer que, dans cette germination du Colza, les matières albuminoïdes sont moins abondantes que dans les cas précédents, et que, la matière amylacée se forme, sur place, dans les cotylédons, ce qui rapproche ce cas de celui de la graine d'Arachide.

5° *Graine de Bardane.* — De même que la graine de Colza, la graine de Bardane contient peu de matières albuminoïdes. De même aussi, l'amidon de germination apparaît moins abondamment.

L'huile se perd peu à peu dans l'axe hypocotylé, mais sans montrer de localisation spéciale et en restant, dans tous les cas, complètement indépendante de l'amidon.

6° *Graine de Chanvre.* — La graine de Chanvre présente deux cotylédons très développés et un albumen très réduit.

On trouve de l'huile dans tous les tissus, aussi bien dans les cellules de l'embryon que dans celles de l'albumen. Ces dernières n'en contiennent pas plus que les premières.

L'amidon de germination apparaît en faible quantité dans l'axe et dans la radicule.

Les matières albuminoïdes sont très abondantes et se distribuent comme les huiles. La liqueur cupro-potassique et les vapeurs d'acide chlorhydrique donnent de très belles colorations violettes dans des échantillons ayant à peine subi un commencement de germination (axe de 3 millimètres de longueur).

Dans le cours du développement de l'embryon, l'huile disparaît sur l'emplacement des cellules en palissade qui se forment, sans qu'il y ait de ferment spécial présidant à cette transformation, vers la face interne des cotylédons (Pl. 7, fig. 4). L'amidon de germination ne se dépose pas dans ces cellules. La matière amylacée apparaît au contraire, quoique en petite quantité, à la base de la gemmule et à la base des cotylédons.

L'albumen de la graine de Chanvre, très réduit comme je l'ai dit, ne joue plus aucun rôle dans le développement des cotylédons. Pendant longtemps les quelques substances de réserve qu'il renferme restent inattaquées ; il semble même qu'elles ne disparaissent que par suite de la destruction du tégument de la graine lui-même.

7° *Graine de Pin sylvestre.* — La graine de Pin sylvestre renferme un embryon droit dont l'axe porte plus de deux cotylédons. Un albumen assez abondant entoure ces cotylédons comme un manchon.

Dans une graine non encore germée, les cotylédons sont déjà très différenciés ; ils ont un épiderme très développé et un commencement de formation de faisceau libéro-ligneux central.

L'huile, susceptible de prendre ici une très belle coloration jaune d'or par l'iode sublimé, se montre uniformément répandue dans toutes les parties de l'embryon, sauf dans les cellules nouvellement formées.

Les matières albuminoïdes existent en quantité très notable et elles suivent, comme d'ordinaire, le même mode de localisation que les huiles.

Il ne se dépose pas d'amidon, dans l'embryon, pendant les premiers stades de la germination, mais l'iode produit ici une coloration rouge acajou particulière qui paraît être due à la présence d'amidon soluble (amylo-dextrine).

Lorsque la germination est plus avancée, la matière amylacée se précipite en petite quantité dans les cellules du mésophylle des cotylédons. Il ne s'en forme jamais dans l'albumen.

Les réservés d'huile de l'albumen ne sont jamais complètement digérées, et il en reste toujours une certaine quantité qui ne sera plus utilisée par l'embryon. Cette huile disparaîtra, par suite de la destruction des téguments de la graine, et de l'albumen non employé, au moment où les cotylédons, très développés, entraînent leur enveloppe suspendue à leur extrémité, à une certaine hauteur au-dessus du sol.

Dans cette germination, l'amidon transitoire n'existe pour ainsi dire pas. Doit-on en conclure qu'il ne s'en forme pas davantage? Évidemment non. Les tissus, où il peut se produire un ralentissement momentané de la croissance, sont aussi réduits que possible dans les cotylédons de la graine de Pin. La matière amylacée doit donc disparaître au fur et à mesure, utilisée par l'élaboration des cloisons cellulaires. Il en est de même de l'huile, que nous ne pouvons rencontrer dans l'embryon qu'à une époque très peu avancée de la germination.

8° *Graine de Sésame.* — L'étude de la germination de la graine de Sésame nous conduit à des conclusions analogues.

La consommation des réserves se produit comme d'ordinaire, et ce n'est qu'à une phase de germination très tardive que l'on peut apercevoir un peu d'amidon dans le mésophylle des cotylédons; mais la quantité de cette substance qui se produit n'est nullement en rapport avec la masse totale d'huile ou de matières albuminoïdes que peut renfermer la graine.

L'albumen conserve, comme précédemment, un reliquat de substances de réserve non digérées par l'embryon.

9° *Graine de Lin.* — Les réactions microchimiques sont beaucoup plus difficiles à obtenir avec la graine de Lin. Il existe dans la substance fondamentale des tissus de cette graine, une matière mucilagineuse qui s'oppose à l'hydratation des coupes et à l'action des réactifs chimiques. Tout au début de l'action des vapeurs d'acide chlorhydrique, il se produit une coloration jaunâtre, et il est nécessaire d'attendre vingt ou trente heures, pour voir l'huile se rassembler en totalité dans les cellules.

Les matières albuminoïdes sont abondantes et uniformément répandues dans les cellules de l'embryon et de l'albumen. L'amidon apparaît en assez grande quantité dans la partie étroite de l'axe hypocotylé et dans les cotylédons. La quantité maximum de matière amylacée formée a lieu lorsque l'échantillon atteint 20 centimètres de longueur.

10° *Graine de Lupin.* — La graine de Lupin n'est pas, comme on le croit, dépourvue de matière grasse. Si l'on traite une coupe de graine mûre et desséchée, par le réactif acide chlorhydrique, on ne voit apparaître que quelques rares globules d'huile, et l'on ne distingue pas les réactions caractéristiques des substances albuminoïdes, parce que les grains d'aleurone résistent à l'attaque et persistent en amas informes, au milieu des cellules dont les parois sont très épaisses. Mais, si l'on traite une graine gonflée au préalable dans l'eau, on voit parfaitement les grains d'aleurone se

dissoudre peu à peu en donnant la coloration des matières albuminoïdes. L'huile apparaît alors en fins granules.

Dans les cotylédons d'un Lupin qui a germé, et dont l'axe a pu atteindre 40 à 50 millimètres de longueur, il n'y a presque plus de matières albuminoïdes, mais il reste une certaine quantité d'huile plus grande, en apparence, qu'au début. Le tissu en palissade de la moitié externe des feuilles cotylédonaires, après avoir été un lieu de consommation des réserves, et pourvu, dans la suite, d'une grande quantité de chlorophylle, devient peut-être le centre d'une nouvelle formation de matière grasse.

Je montrerai, en effet, un peu plus loin, que l'huile provient souvent de l'activité immédiate du protoplasma chlorophyllien.

2° Mode de localisation et de transformation des réserves pendant la germination des Graminées.

L'examen d'un plus grand nombre d'espèces, Hélianthus, Pavot, Cresson, Cytise, etc., m'a donné des résultats concordants et il eût été inutile de multiplier les exemples.

J'étudierai maintenant des grains (Blé, Maïs, Orge, Seigle, etc., dans lesquels la réserve prépondérante sera l'amidon.

L'existence de la matière grasse dans ces grains a été signalée depuis longtemps, mais l'étude de la localisation des différentes matières qu'ils peuvent renfermer n'a pas encore été faite.

Les coupes histologiques de grain de Blé, figurées par M. Sachs, par M. Strasburger, par M. Detmer et par M. Harz, ne montrent même pas la présence de l'huile dans les cellules.

1° *Grain de Blé.*

a. Grain de Blé non germé. — Ce grain, de forme allongée, présente sur toute sa longueur, et d'un seul côté,

un sillon profond qui semble le partager en deux parties égales. L'embryon, très peu développé, est placé sous l'enveloppe et à l'une des extrémités du grain. L'albumen, très volumineux, est presque totalement rempli de substance amylacée. Ce sac farineux est entouré par une enveloppe coriace, teintée en jaune d'or.

L'embryon, disposé obliquement par rapport à l'axe, avec sa radicule portée en avant, se compose de trois parties distinctes, la radicule, l'axe hypocotylé, et la gemmule, encore enveloppée dans une gaine et dans l'unique cotylédon qui se développe dans ces grains. Cet embryon se trouve rattaché par une partie étroite à une sorte de disque ovalaire, l'*écusson*, dont la surface, courbe et convexe, est appliquée sur l'amidon de l'albumen. Un épiderme, de nature spéciale, et sur lequel j'aurai à revenir, à cause du rôle important qu'il joue dans la digestion de la matière amylacée, recouvre toute la surface de l'écusson. On le nomme l'*épiderme absorbant*.

L'albumen farineux est formé de grandes cellules allongées remplies de grains d'amidon serrés les uns contre les autres. Il est complètement entouré, sauf du côté de l'embryon, par une rangée de cellules larges, tabulaires, renflées du côté de l'intérieur et ne renfermant pas d'amidon, que l'on appelle improprement l'*assise à gluten*.

Si l'on traite une coupe longitudinale complète d'un grain de Blé par les vapeurs d'acide chlorhydrique, on voit se développer une belle coloration violette produite par les matières albuminoïdes qui existent dans toutes les cellules du sac amylacé, dans l'assise à gluten, dans l'écusson et dans l'axe de l'embryon proprement dit. Mais la teinte se montre beaucoup moins intense dans les cellules de l'albumen que dans les autres parties que je viens de citer.

L'iode n'indique pas la présence de l'amidon de germination dans l'embryon, quelles que soient les précautions que l'on prenne pour le mettre en évidence.

b. *Grain de Blé au premier début de la germination.* —

Au bout de quelques heures de germination, l'épiderme absorbant prend une belle coloration violet foncé (pl. 7, fig. 5), et il est alors facile de voir de très fines gouttelettes violacées sortir de cette assise de cellules et se répandre dans l'albumen.

Les mêmes phénomènes de coloration se produisent dans l'assise à gluten, mais l'on voit la teinte violette diffuser peu à peu dans l'albumen.

La coloration de l'écusson est plus faible; elle correspond à des albuminoïdes déjà transformées par voie de digestion. L'iode donne, dans la même région, une coloration rouge acajou qui indique la présence de l'amylo-dextrine. Parfois même, sur des échantillons plus favorables, et en exposant les coupes à des vapeurs d'iode sublimé, on constate l'existence d'un peu d'amidon transitoire. Mais d'ordinaire, la matière amylacée de germination ne commence à se déposer que lorsque la radicule de l'embryon a atteint 3 à 4^{mm} de longueur.

La localisation de l'amidon et celle des matières albuminoïdes, durant la germination du grain de Blé, ont été décrites avec assez de détails par MM. Sachs et Detmer (1). Il n'en est pas de même de la localisation des huiles dont ces auteurs ne semblent pas s'être préoccupés. Sous l'influence de l'acide chlorhydrique en vapeurs, l'huile se résout très facilement en gouttelettes qu'il est possible de colorer par l'iode. Elle apparaît, lorsque la germination est encore peu avancée, dans l'assise à gluten, dans l'écusson, et dans les différentes parties de l'embryon.

L'écusson est uniformément rempli d'huile, sauf dans l'épiderme absorbant qui n'en montre pas. Par le pédoncule étroit qui rattache l'embryon à cet écusson, on voit pénétrer, dans l'axe hypocotylé, de fines gouttelettes que l'on découvre jusque dans les parties éloignées de la tigelle, de la gemmule et de la gaine.

L'assise à gluten présente, dans chacune des cellules tabu-

(1) Detmer, *Physiologie*.

laires qui la composent, un certain nombre de grains d'aleurone, faciles à colorer par l'iode, en jaune rouge trouble. Deux ou trois globules d'huile apparaissent également près des bords, dans chaque cellule.

Cette assise à gluten ne communique pas, comme le croit M. Haberlandt, avec l'écusson, mais, réduite il est vrai, à l'état de simple membrane, elle recouvre l'embryon du côté de l'extérieur.

c. *Grain de Blé en pleine période de germination.* — Examinons un échantillon ayant germé pendant quelque temps et dont la première feuille a environ 9 millimètres de longueur. L'épiderme absorbant, qui était peu développé au début, est entré maintenant en pleine activité et les cellules qui le composent se sont allongées. L'huile a disparu des cellules de l'embryon proprement dit et il n'en reste plus que dans l'écusson. Dans ce dernier organe, on distingue toute une zone qui traverse obliquement l'écusson et dans laquelle la matière grasse disparaît tout d'abord. Cette zone correspond à une nervure dont les vaisseaux absorbent rapidement les réserves. Dans les cellules un peu éloignées de cette nervure et qui ne sont pas soumises d'une façon immédiate à l'influence des vaisseaux absorbants, on ne constate pas encore la disparition des substances de réserve.

L'amidon transitoire s'est déposé abondamment dans l'embryon. On en trouve dans les cellules de l'écusson, sauf dans l'épiderme absorbant et dans la nervure où il a été consommé, dans l'axe hypocotylé et à la base des différents organes. On observe également des grains d'amidon dans la gaine (coléorhize), qui entoure la radicule et dans la gaine cotylédonaire qui enveloppe les jeunes feuilles et le sommet végétatif.

La réserve huileuse contenue dans l'assise à gluten ne disparaît pas facilement; au stade que nous étudions, elle est encore presque intacte. Les matières albuminoïdes, au contraire, sont déjà partiellement dissoutes. On voit très bien la différence, si l'on compare la partie de l'assise à gluten

qui avoisine l'écusson et un point quelconque de la périphérie, situé plus loin. Il arrive fréquemment, en effet, que les cellules situées dans le premier point ne rencontrent pas devant elles de réserves à digérer, qu'elles subissent même, par suite d'une séparation mécanique accidentelle entre l'écusson et le sac farineux, une sorte d'isolement qui fait qu'elles restent intactes pendant longtemps. Ces cellules peuvent alors servir de point de comparaison.

d. *Grain de Blé à la fin de la période de la germination* (Pl. 7, fig. 6). — Considérons un échantillon dont la première feuille a atteint, par exemple, 16 à 18 centimètres de longueur. Les cellules de l'écusson, très modifiées par suite de l'accroissement de l'embryon proprement dit, ne renferment plus de matières albuminoïdes de réserve, mais elles contiennent encore quelques gouttelettes d'huile. Les cellules de l'épiderme absorbant se sont considérablement augmentées en longueur; elles forment maintenant une frange de cellules cylindriques, dont la hauteur atteint la moitié de l'épaisseur de l'écusson, tandis qu'au début, sa hauteur pouvait s'estimer à un cinquième de celle qu'elle a atteint maintenant.

A ce stade avancé de développement, les dernières gouttelettes d'huile se localisent au voisinage de cet épiderme absorbant; elles peuvent même se montrer dans les cellules cylindriques.

Enfin, l'assise à gluten contient encore de l'huile dans ses cellules, qui ne disparaîtra qu'avec la destruction des enveloppes du grain de Blé.

Rôle des diastases. — D'après les observations que nous venons de décrire sur le mode de localisation des réserves dans le grain de Blé, on voit donc que ce grain ne doit pas être considéré comme une graine à albumen simplement farineux, mais comme une graine oléagineuse (embryon et écusson), pourvue, à l'extérieur, d'une réserve d'amidon. Il est facile de séparer cet embryon de sa réserve d'amidon et de le faire germer séparément. Il se comporte alors comme une graine oléagineuse proprement dite.

Pas plus que dans les graines oléagineuses véritables, les diastases ne paraissent exister dans cet embryon de Blé; les matières albuminoïdes de réserve, convenablement hydratées, forment un milieu dissolvant spécial, dans lequel la matière grasse s'incorpore et devient assimilable.

La mise en œuvre des matières amylacées de l'albumen n'est plus aussi simple. Elle exige un mécanisme particulier. C'est la diastase sécrétée par l'épiderme absorbant qui provoque la digestion de ce bloc amylacé. Le mode de formation de ce ferment est assez facile à observer et l'on suit très aisément la marche du flux diastasique à travers l'albumen.

L'assise à gluten provoque également, pour une faible part, il est vrai, la digestion de l'amidon sur toute la périphérie de l'albumen. Cette assise à gluten ne paraît pas sécréter de diastase, et il faut attribuer le rôle de ferment aux matières albuminoïdes qu'elle renferme dans le grain mûr. Pendant la germination, on voit, en effet, ces matières albuminoïdes diffuser peu à peu à travers l'albumen. Ainsi donc, nous trouvons dans le grain de Blé des matières albuminoïdes qui provoquent, à divers degrés, la mise en œuvre des hydrates de carbone (huile ou amidon). Si les réserves sont oléagineuses, les matières albuminoïdes, convenablement hydratées, suffisent pour en amener la dislocation; mais si l'on se trouve en présence deréserves amylacées, placées, en quelque sorte, hors de l'atteinte de l'embryon lui-même, l'intervention d'une sécrétion de diastase devient nécessaire, mais elle ne représente en réalité qu'un perfectionnement établi en vue d'un but déterminé.

2° *Grain de Maïs.* — L'étude de la germination du Maïs montre des faits analogues, et, comme l'écusson présente des dimensions plus grandes, il est parfois possible de mieux saisir certains points de détail.

La formation de l'amidon de germination est extrêmement précoce, et il suffit de deux ou trois heures de séjour dans

l'eau pour que cette substance apparaisse dans les préparations traitées par l'iode.

Il arrive fréquemment que certains points de l'épiderme absorbant n'évoluent pas en même temps que les autres. Partout où le développement des cellules de cet épiderme se fait normalement, les gouttelettes d'huile qui s'y trouvaient contenues au début, disparaissent, et celles du voisinage subissent le même sort. Ce fait ne se produit pas lorsque les cellules de l'épiderme absorbant sont frappées d'un arrêt de développement, ce qui montre qu'une petite quantité de l'huile et des matières albuminoïdes placées au voisinage de cet épiderme, est consommée, soit pour le développement des cellules, comme cela se produit dans tous les autres cas, soit pour alimenter le flux diastasique que secrètent ces cellules. Les deux hypothèses sont probablement vraies.

3° *Grains d'Orge, de Seigle, d'Avoine*, etc. — J'ai observé les mêmes faits avec ces grains, sauf quelques différences sans importance.

Dans le Seigle, les matières albuminoïdes et les matières grasses sont moins abondantes. Dans l'Orge, au contraire, les mêmes matières y existent en plus grande quantité, et les diastases de l'épiderme absorbant se colorent en un violet extrêmement vif.

FORMATION DE L'AMIDON TRANSITOIRE DANS LA GERMINATION DES GRAINES OLÉAGINEUSES.

Comme nous l'avons vu, la formation de l'amidon transitoire dans l'embryon, au moment de la germination des graines oléagineuses, est un phénomène extrêmement répandu. Qu'il existe ou non de la matière amylacée dans les cellules de l'albumen, la production de l'amidon de germination demeure un phénomène constant. D'ailleurs, cette production a lieu de la même façon dans les graines à albumen essentiellement amylacé et protéique (Haricot, Pois, Fève) et dans les graines qui, comme chez le Lupin, ne renferment pour ainsi dire que

des matières albuminoïdes. Il est facile de constater que la matière amylacée n'existe pas dans l'embryon mûr et non germé, mais, ainsi que le dit M. Belzung (1), il importe de remarquer que nous jugeons surtout de la disparition de l'amidon par l'absence de coloration bleue due à la solution d'iodure d'amidon, et il convient de rechercher s'il n'est pas possible de découvrir quelques traces de son existence dans les cellules, à la maturation complète de la graine.

D'après M. Belzung, si l'on observe, avec beaucoup de soin, le mode de résorption des grains amylacés, on voit que ce phénomène n'est que partiel, et qu'il existe encore, dans la cellule considérée, un corpuscule granuleux, sorte de squelette du grain d'amidon, antérieurement existant, de même taille que lui, mais jaunissant par l'iode. Cet auteur a observé la production de ces squelettes dans le Lupin blanc et dans le Haricot.

D'accord avec Nægeli, M. Belzung admet que le grain d'amidon est formé de deux substances : la *granulose*, qui serait digérée, et l'*amylose* (amylo-dextrine) qui subsisterait sous forme d'un squelette jaunissant par l'iode. Il propose pour ces squelettes le nom d'*amylites*, réservant le nom de *leucites* aux corpuscules albuminoïdes produits par le protoplasma. On sait que M. Schimper pense, au contraire, que l'amidon résulte de l'activité d'un leucite.

M. Belzung admet donc que la formation de l'amidon transitoire est due à un dépôt de la matière amylacée sur les *amylites* et qu'il y a, en somme, continuation du même phénomène de la période de formation, interrompu seulement pendant la durée de la maturation de la graine, mais il ne verrait rien de surprenant à ce que les grains d'amidon pussent naître directement dans le protoplasma, sous la forme de granules ou baguettes libres.

Quant à M. Sachs, il exprime très nettement cette idée que, dans la germination des graines oléagineuses, c'est

(1) Belzung, *Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle*. Thèse de la Faculté des Sciences. Paris, 1887.

l'huile, et, dans les graines amylacées, l'amidon de réserve, qui se transforment en amidon transitoire. Il ne tient pas compte du rôle possible des substances albuminoïdes.

L'importance du rôle dévolu aux matières azotées, pendant la formation de la substance amylacée, avait déjà été signalée par A. Gris (1) qui avait remarqué que la production d'amidon de germination n'était pas en rapport avec la quantité de matière grasse qu'on trouve dans les albumens.

Mais le véritable mode de production de l'amidon aux dépens des substances albuminoïdes paraissait avoir été nettement prouvé par les expériences de MM. Van Tieghem et G. Bonnier sur la graine de Lupin, qui avaient fait la démonstration d'une façon fort élégante.

Ayant constaté, par l'expérience, qu'il existait dans cette graine, en plus des grains d'aleurone, une certaine quantité de saccharose, ces expérimentateurs avaient placé des échantillons de Lupin dans l'eau, pour se débarrasser de la matière sucrée par osmose, et se rapprocher, de cette façon, du type idéal d'une graine, pour ainsi dire exclusivement albuminoïde; ils avaient constaté qu'après quelque temps de séjour dans l'eau, le Lupin continuait à former de l'amidon de germination. Mais la preuve ne me paraît pas aussi certaine, et cela, pour plusieurs raisons. D'abord, il existe, dans le Lupin, une petite quantité d'huile qui pourrait fournir la matière amylacée comme le veut la théorie de M. Sachs; ensuite il est très possible que la matière amylacée, n'ayant pas sa forme figurée habituelle, échappe à l'action de l'iode; enfin, il est très vraisemblable d'admettre que dans la germination du Lupin, comme dans celle de beaucoup d'autres graines, une partie de l'amidon de germination provient de la transformation de la cellulose de la lamelle interne des cloisons cellulaires des albumens ou des cotylédons. Cette lamelle interne, d'après M. E. Gilson (2), serait facilement transfor-

(1) A. Gris, *Recherches physiologiques sur la germination.*

(2) E. Gilson, *La cristallisation de la cellulose et la composition de la membrane cellulaire végétale* (La Cellule, t. IX).

mable en glucose par hydratation; mais, comme d'autre part, l'amidon transitoire semble se séparer des matières albuminoïdes dès les premières heures de la germination (Blé) et alors que les graines ne sont pour ainsi dire qu'imbibées d'eau, il est plus simple de supposer que dans les graines mûres, les différentes substances sont comme superposées les unes aux autres.

Germination des embryons de Graminées séparés des albumens.

On sait, depuis les recherches de M. Van Tieghem (1), que la tigelle, la radicule ou les cotylédons, séparés du reste de l'embryon et, à plus forte raison, l'embryon entier, séparé de l'albumen, peuvent vivre d'une vie propre.

Expérience. — On isole avec précaution des embryons de Blé bien débarrassés de la matière amylacée, ce qui est facile d'ailleurs, et on les met à germer sur du papier humide.

Au bout de peu de temps, l'amidon de germination apparaît dans toute l'étendue de l'écusson et de l'embryon proprement dit, mais il se montre surtout abondant à la base des organes, ainsi que dans la coléorhize et dans la coiffe de la racine. Les matières albuminoïdes et l'huile sont partiellement entraînées et consommées dans l'embryon.

Cet embryon, ainsi privé de son albumen, se comporte donc comme une graine oléagineuse ordinaire.

M. Sachs admet que l'albumen amylacé contribue seul au développement de l'amidon transitoire. M. Belzung émet une opinion mitigée, et pense que la plus grande partie de l'amidon de germination provient bien des réserves de l'albumen, mais qu'il peut y avoir également mise en œuvre des réserves propres de l'écusson. D'après l'examen que j'ai pu faire d'un grand nombre d'échantillons de Blé, il me paraît absolument certain que l'amidon transitoire provient uniquement des réserves de l'écusson.

(1) Van Tieghem, *Recherches physiologiques sur la germination* (Ann. Sc. nat., 1873).

Les produits de la digestion de l'albumen amylacé, qui pénètrent un peu plus tard dans l'écusson, sont des glucoses et il ne se forme pas, dans les cellules, de granulations colorables en bleu par l'iode.

PHÉNOMÈNES RESPIRATOIRES QUI SE PRODUISENT PENDANT LA GERMINATION DES GRAINES.

Pendant la germination, la jeune plantule absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, en même temps qu'elle perd de la vapeur d'eau et qu'elle diminue de poids. MM. Bonnier et Mangin (1) se sont préoccupés, dans leurs recherches sur la respiration, de connaître les valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$ de l'acide carbonique dégagé et de l'oxygène absorbé, dans la germination d'un certain nombre de graines oléagineuses ou amylacées.

Ce travail a permis aux auteurs de généraliser les conclusions de Godlewski, et ils ont pu constater que, dans tous les cas, quelles que soient les substances de réserve contenues dans les graines, la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ est toujours plus petite que l'*unité*, dans les premiers moments de la germination, et qu'elle remonte ensuite pour devenir égale à l'unité.

Mais les valeurs minima de ce rapport sont variables :

0,30 pour le Lin ; 0,35 pour le Cresson ; 0,60 pour le Blé ; 0,56 pour le Pois.

De sorte que c'est seulement dans l'intensité des variations de ce rapport que l'on pourrait chercher des différences entre les diverses espèces de graines.

Le temps pendant lequel on peut observer les variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$ n'est pas le même pour toutes les graines

(1) G. Bonnier et Mangin, *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. Sc. nat. Bot., t. XVIII).

étudiées et ne paraît pas en rapport avec la rapidité de la germination.

MM. Bonnier et Mangin ont observé deux types différents, le Blé et le Lin, et ils ont étudié comparativement leur germination. Ils ont obtenu des courbes intéressantes qui montrent que les valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$ diminuent graduellement, pour le Lin, jusqu'à un minimum (0,30), puis remontent lentement ; pour le Blé, le rapport diminue très rapidement (0,65) pendant les deux premiers jours, puis remonte aussitôt, pour garder des valeurs voisines de l'unité.

Expériences. — Les mêmes expériences m'ont conduit à des résultats identiques, mais j'ai suivi, en même temps, l'évolution des substances de réserve, ce qui m'a permis de préciser davantage le phénomène. Après avoir vérifié, pour le Blé, les chiffres trouvés par MM. Bonnier et Mangin, j'ai repris des échantillons du même Blé, et j'en ai séparé avec beaucoup de soin l'embryon de l'albumen. Les deux parties ont été mises à germer séparément.

1° *Respiration des embryons.* — J'ai obtenu les valeurs suivantes du rapport $\frac{CO^2}{O}$:

0,77 0,86 0,50 0,84 0,86 0,88

Les analyses étaient faites toutes les vingt-quatre heures.

Il y a donc une absorption assez rapide dès le début, c'est-à-dire au moment de la mise en œuvre des matières albuminoïdes et de la formation de l'amidon transitoire.

2° *Respiration des albumens.* — Examinés de la même façon, les albumens ont donné les valeurs suivantes :

1,15 1,10 0,95 0,81 0,85 0,86

qui montrent que l'absorption d'oxygène est très faible. Elle correspond également à la transformation des albuminoïdes.

La différence entre ces deux cas consiste simplement en ce fait que l'embryon, muni de son écusson, constitue une

graine oléagineuse à développement précoce et rapide. C'est ce qui explique l'allure particulière de la courbe du Blé. Le Seigle et le Maïs donnent lieu à des observations identiques.

DE L'EMPLOI DE LA TOTALITÉ DES RÉSERVES.

Les jeunes plantes n'absorbent pas la totalité des réserves qui sont mises à leur disposition, et il semble, dans tous les cas, y avoir un excès. Déjà, j'ai fait remarquer que, dans les graines oléagineuses, les parties de l'albumen, qui n'étaient pas digérées de suite par l'embryon, mettaient très longtemps à disparaître.

Le phénomène est extrêmement répandu et il n'est pas rare, ainsi que l'a montré M. Guignard (1), dans un travail récent, qu'une ou deux rangées de cellules de l'albumen, restent accolées à la paroi des téguments de la graine.

D'ailleurs on peut se demander si la totalité même des réserves qui sont absorbées est indispensable au développement de l'embryon.

Expériences. — Des grains de Seigle et des grains de Blé ont été sectionnés, de façon à enlever le tiers, la moitié ou les deux tiers du sac farineux. La section était recouverte avec du collodion. Les grains dans lesquels on a enlevé le plus de matière amylacée germent parfaitement, mais leurs plantules se développent moins que celles des autres. En revanche, la chlorophylle se forme beaucoup plus vite dans la première feuille. On comprend, en effet, que la jeune plante cherche à parer au manque de nourriture par une assimilation plus énergique. Mais cet effort n'est pas suffisant pour la sauver; les cloisons cellulaires qui se forment dans la suite, ne trouvant plus de matériaux amylacés pour l'élaboration de la cellulose, la plante ne tarde pas à se courber et à tomber.

Il est nécessaire que l'embryon ait à sa disposition au

(1) L. Guignard, *Journal de Botanique*, 1893.

moins la moitié de ses réserves pour qu'il puisse lutter avantageusement.

CONCLUSIONS

L'examen microchimique des réserves des graines oléagineuses pendant la germination permet d'établir quelques faits importants :

1° Sauf dans quelques cas particuliers (assise à gluten des Graminées), l'huile ne se localise pas dans des assises spéciales de cellules. La matière grasse occupe indistinctement et en quantité plus ou moins grande, suivant la région considérée, toutes les cellules des albumens ou des embryons ;

2° L'emmagasinement des matières albuminoïdes de réserve (gluten, fibrine ou caséines végétales) est corrélatif de celui des huiles grasses. Au moment de la germination des graines, ces deux catégories de substances pénètrent, en même temps, dans les tissus de l'embryon, où elles sont employées suivant les besoins de la consommation ;

3° Si l'on s'en rapporte aux modes de localisation respectifs des différentes substances de réserve, tels qu'ils sont donnés par les réactifs, on constate que l'amidon de germination se montre très indépendant de l'huile de réserve, mais que, dans beaucoup de cas, au contraire, la substance amylacée paraît être intimement liée aux matières albuminoïdes de réserve ;

4° Les matières azotées de réserve jouent donc un rôle très important dans la germination des graines oléagineuses, puisqu'elles sont en relation, à la fois, avec l'amidon et avec les matières grasses. Les réactions microchimiques ne nous renseignent point, jusqu'à présent, sur la véritable provenance de la matière amylacée de germination, et plusieurs hypothèses, toutes également plausibles, peuvent être formulées. La plus simple, à mon avis, consiste à admettre que, dans les cellules, les matières amylacées de réserve peuvent se trouver, à l'état non figuré, intimement mélangées à

l'huile et aux matières albuminoïdes, et qu'elles sont entraînées, en même temps que les autres, au moment de la germination;

5° La mise en œuvre des réserves oléagineuses ne paraît pas résulter de l'action d'une diastase spéciale (saponase). En dehors de quelques points, très localisés, où se produit la disparition de la matière grasse, et qui correspondent à des centres de formation ou de différenciation de cellules dans les tissus des embryons, on ne trouve pas de zones de consommation qui puissent être attribuées à des diastases. J'ai été conduit, par suite, à considérer les matières albuminoïdes, convenablement hydratées, comme étant l'agent véritable de la dislocation des matières grasses;

6° Chez les graines de Graminées (Blé, Seigle, etc.), qui doivent être considérées comme des graines oléagineuses (embryon et écusson) pourvues d'une réserve extérieure d'amidon, il y a production d'une diastase (amylase) élaborée par un épiderme spécial, et qui est chargée de rendre assimilable, par l'embryon, la matière amylacée contenue dans l'albumen.

MODE DE LOCALISATION DES HUILES GRASSES PENDANT LA FORMATION DES FRUITS ET DES GRAINES.

On ne s'est pour ainsi dire pas préoccupé, jusqu'ici, d'étudier le mode de formation de l'huile grasse dans les graines ou dans les fruits. Les quelques renseignements que l'on possède sur ce sujet ont été fournis, d'une manière indirecte, par les auteurs qui ont porté leur attention sur les transformations subies par la chlorophylle à diverses époques de la vie de la plante, et sur les modifications chimiques qui se produisent, dans les fruits, pendant la formation des matières sucrées.

En 1850, L. S. Morot démontre que la chlorophylle est toujours accompagnée de substances grasses.

Les travaux de MM. Wiesner et Kraus on fait ensuite connaître la composition exacte de ce pigment vert des végétaux.

On sait d'ailleurs qu'à l'automne les feuilles jaunissent, que la chlorophylle est détruite, et qu'il se produit, dans les cellules, des granulations jaune foncé très réfringentes, qui se réunissent en gouttelettes huileuses.

Ces observations font donc prévoir le rôle possible du protoplasma chlorophyllien dans la formation des huiles grasses.

On a pensé que le glucose ou certaines matières sucrées issues du protoplasma chlorophyllien, pouvaient donner naissance à la matière grasse.

L'un des principaux arguments en faveur de cette manière de voir repose sur les analyses de S. de Luca, qui montra, en 1861, que la *mannite*, substance sucrée très abondante dans les feuilles et dans les jeunes fruits de l'Olivier, diminue au fur et à mesure que l'huile s'élabore.

En 1861, Buignet étudie les transformations que subissent

les corps ternaires dans la pulpe des fruits, mais il ne s'occupe pas de la formation de la matière grasse.

Plus récemment, en 1886, M. Müntz étudie la maturation des graines sur le Blé, l'Avoine, le Maïs et le Colza, mais en se bornant également à l'étude des sucres. Il constate seulement que les matières grasses se déposent très rapidement dans les tissus, un peu avant la maturité, et il pense que les hydrates de carbone, notamment le glucose, renfermés dans la graine aussi bien que dans la silique du Colza, avant la maturité, sont les matières premières qui peuvent fournir les substances grasses mises en réserve dans la graine.

En fait, l'étude de la localisation des matières grasses n'avait pour ainsi dire pas été abordée, et il y avait lieu d'en faire l'examen sur un certain nombre d'échantillons.

1° GRAINES OLÉAGINEUSES PROPREMENT DITES.

1° *Ricin.* — Les cymes florales du Ricin portent, comme on le sait, des fleurs femelles vers l'extrémité de l'axe et des fleurs mâles à la base. Les fruits sont des capsules à trois loges qui mûrissent très tard dans nos pays.

Considérons un tout jeune fruit, ayant, environ, 3 à 4 millimètres de longueur et 2 à 3 millimètres de diamètre. La chlorophylle, qui occupait toute la paroi de l'ovaire, commence à se transformer, suivant une règle très générale, comme on le verra par la suite, en un produit colorable en vert par le perchlorure de fer et donnant une coloration jaunâtre trouble par l'acide chlorhydrique et l'acéto-tungstate de soude. Ce produit de transformation appartient au groupe des tannoïdes. Les réactifs du sucre, de l'amidon et de l'huile n'indiquent rien.

Bientôt l'albumen se dessine par la formation d'un cercle de cellules petites, serrées les unes contre les autres, et dans lesquelles vont se différencier des vaisseaux. Le tannin est abondant.

Une quinzaine de jours plus tard, les enveloppes de la

graine apparaissent très nettement différenciés et l'on peut distinguer :

1° Région de l'albumen présentant à son centre une large cavité dans laquelle aucune cloison ne s'est encore produite ;

2° Région des téguments comprenant :

a) Une zone circulaire profonde renfermant de nombreux vaisseaux encore incomplets par place ;

b) Une zone circulaire moyenne d'une largeur à peu près égale à la moitié du rayon et formée de cellules arrondies ;

c) Une couche externe striée et un épiderme.

Le composé tannoïde s'est modifié et a acquis les propriétés réductrices des glucoses, car il réduit la liqueur de Fehling. Cette réaction est facile à constater dans la zone moyenne et dans l'albumen. Ce moment coïncide avec la formation de la cellulose, qui vient donner de la rigidité aux membranes précédemment formées. Dans la zone moyenne, qui deviendra plus tard un tissu conducteur, les cellules noircissent au contact de l'air (tannin).

La graine de Ricin s'accroît peu à peu en longueur, mais elle reste un certain temps sans modifier son diamètre. A ce moment, on peut constater la présence d'un peu d'amidon dans la zone moyenne. Mais cette production ne dure pas et les cellules finissent par se vider complètement. On les reconnaît ensuite facilement à ce qu'elles contiennent de l'air, observation généralisée, autrefois, par M. Sachs. L'axe du fruit renferme également de l'amidon.

Vers la fin de la saison, au mois de septembre, la graine est bien formée. La couche striée, qui produira la coque dure de la graine, est recouverte d'un épiderme dont les cellules se vident complètement et ne renferment plus que de l'air. Peu importante en apparence, cette assise s'hypertrophie vers l'extrémité de la graine, pour donner la *strophiole*, sorte de mamelon spongieux et conducteur qui recouvre le micropyle de la graine adulte.

Les cellules de l'albumen se différencient à leur tour ;

elles renferment des granulations abondantes qui prennent la coloration violette des albuminoïdes de réserve. A cette époque, la graine est presque arrivée à maturité, mais elle est encore laiteuse. Le tannin et l'amidon n'existent plus.

Formation des grains d'aleurone. — Avec la période de dessiccation complète de la graine coïncide la formation définitive des grains d'aleurone et l'apparition des premières gouttelettes d'huile.

Si l'on traite, par l'acide chlorhydrique, une préparation arrivée à ce degré de maturité, on voit, dans chaque grain d'aleurone, le cristalloïde polyédrique arrondir ses angles, se gonfler, et sembler prendre lui-même la consistance d'un globule d'huile. Ces différents globules peuvent confluer entre eux, et, finalement, on ne voit plus, dans la cellule, qu'un seul globule huileux, autour duquel se trouvent les globoïdes fortement réfringents. En réalité, les hydroleucites albuminifères, dont la dessiccation avait amené la formation des grains d'aleurone, renferment également de la matière grasse, et les choses se passent comme si ces deux substances, intimement liées l'une à l'autre jusqu'à la maturation de la graine, se séparaient par suite de la disparition de l'eau dans l'hydroleucite : les albuminoïdes (cristalloïde) et le glycéro-phosphate de chaux (globoïde) resteraient recouverts d'une mince couche d'huile. Toutefois, comme l'huile se trouve en excès, il se produit au moment de la dessiccation de la graine, une véritable exsudation de cet excès d'huile à travers la paroi de l'hydroleucite et une formation de gouttelettes d'huile libres dans la cellule.

La formation de l'huile, dans l'albumen, est donc très tardive et elle ne peut être révélée qu'après la mise en réserve des matières albuminoïdes.

Le tannin et les glucosides, qui se forment au cours du développement de la graine, ne concourent pas à la formation de ces réserves. Ces substances servent à l'épaississement des cloisons cellulaires et à la formation des tissus résistants qui enveloppent l'amande.

2° *Noix*. — Le fruit du Noyer (*Juglans regia*) est une drupe. La graine, partagée en quatre lobes par les cloisons de l'ovaire, est dépourvue d'albumen et renferme, sous une commune enveloppe, deux cotylédons charnus remplis d'huile. A maturité, la couche scléreuse est partagée en deux valves.

Le Noyer renferme, dans toutes ses parties, une sorte de suc très riche en tannin, qui prend une coloration brun chocolat très foncé par l'action successive du réactif de Brœmer et de l'acide chlorhydrique.

Examinons une jeune Noix ayant environ 25 millimètres de longueur et 20 millimètres de largeur, telle qu'on en peut cueillir vers la fin du mois de mai.

On trouve le tannin, en grande abondance, dans les tissus qui doivent donner naissance à l'enveloppe dure de la noix, aux cloisons de l'ovaire qui partageront l'amande en lobes, et dans l'épicarpe (brou de Noix). Avant de se transformer pour donner des tissus ligneux, le tannin modifie sa composition et devient réducteur.

La cavité de l'albumen est d'abord remplie d'un liquide sucré qui réduit aussi la liqueur de Fehling, mais il n'agit pas sur le perchlorure de fer. Donc la production du tannin semble nulle dans cette partie du fruit. Toutefois, l'acide chlorhydrique fournit une légère coloration trouble, caractéristique des tannoïdes.

Les réserves s'organisent donc sans qu'il y ait production d'amidon. Les gouttelettes d'huile grasse commencent à se montrer, comme dans le cas du Ricin, dès que les matières albuminoïdes se sont déposées en quantité notable.

Brou de Noix. — La formation de l'épicarpe est indépendante. Cette région renferme plusieurs assises dont l'une constitue une véritable assise en palissade. Elle contient beaucoup de chorophylle capable de donner naissance à des tannoïdes odorants et à des tannins.

2° GRAINES A LA FOIS OLÉAGINEUSES ET AMYLACÉES.

Marron d'Inde. — Le fruit du Marronnier d'Inde est

une capsule à déhiscence loculicide dépourvue d'albumen et renfermant un embryon à la fois amylacé et oléagineux. A maturité, on trouve, en effet, dans les cellules de l'embryon, de l'amidon en abondance avec une quantité d'huile qui peut s'élever à 5 p. 100. Sous l'influence de l'acide chlorhydrique, cette matière amylacée est détruite et l'on voit apparaître, dans chaque cellule, une douzaine de globules d'huile.

Les matières albuminoïdes, fait important à noter, n'existent pas dans la graine mûre.

Dans le fruit du Marronnier on distingue, à l'origine, quatre graines disposées perpendiculairement les unes aux autres. Dans la suite, une seule de ces graines se développe complètement.

Tout au début de la formation de ce fruit, le perchlorure de fer donne la coloration noirâtre ou verdâtre, caractéristique des tannins, dans toutes les cellules, principalement dans les parois de l'ovaire. Il ne se produit pas d'amidon.

Lorsque l'écorce du fruit commence à être un peu plus avancée en organisation, on observe, sur sa face interne, une zone de vaisseaux entremêlés les uns dans les autres, qui envoient des filets radiaires vers la périphérie. Le liber de ces vaisseaux, se colore en rouge violacé par suite de la présence des matières albuminoïdes qui s'observent, comme on le sait, partout où il y a formation de cloisons nouvelles.

Au moment où le fruit a atteint 15 à 16 millimètres environ de diamètre, la formation des tannins dans les tissus du fruit, et même dans ceux de la graine, est très considérable. Il suffit d'exposer à l'air une section de ces matériaux pour qu'elle noircisse aussitôt ; ou mieux encore, si l'on expose une coupe aux vapeurs d'acide chlorhydrique, il se produit une coloration brun foncé très caractéristique. Il est utile de rappeler que l'arbre, tout entier, produit un tannin qui se colore en rouge acajou clair par l'acide chlorhydrique (*Acide æsculitannique* de Rochleder).

Dans les tissus de la graine, on distingue deux zones : l'une, centrale, produite par des cellules à peine cloison-

nées, donne la réaction violacée faible des tissus en voie de cloisonnement; l'autre, périphérique, prend une coloration rouge acajou par l'iode, qui paraît due à l'amylodextrine.

Vers le 1er juillet, le fruit semble avoir atteint sa taille maximum, et pourtant la graine est encore peu développée (12 à 15 millim. de diamètre). A ce moment, la liqueur de Fehling est réduite dans toutes les cellules de la graine avec production d'une coloration verdâtre plus développée à la périphérie que vers le centre. Cette coloration est due à un glucoside plus ou moins tannoïde.

L'amidon commence à se déposer dans l'albumen. Il provient visiblement du glucoside réducteur, qui est probablement de l'*isodulcite*, résultant du dédoublement du tannin. La production de la matière amylacée existe également dans le péricarpe, mais en moins grande quantité.

L'huile n'apparaît qu'à la période de maturité, mais elle ne se trouve pas, ici, en contact avec les matières albuminoïdes de réserve. On voit donc, d'après cet exemple, que le rapprochement constaté précédemment entre les substances azotées et les matières grasses, ne s'impose pas et qu'il peut arriver que les premières fassent défaut.

L'huile qui se dépose ainsi dans l'albumen a une origine plus lointaine : elle dérive de l'activité vitale du protoplasma chlorophyllien de l'arbre tout entier.

3° FRUITS PRODUISANT DE L'HUILE GRASSE DANS LA PULPE ET DANS LE NOYAU.

Olive. — L'Olivier produit une drupe dont le péricarpe fournit une huile très estimée. Le noyau de cette drupe renferme une graine à embryon droit, à cotylédons minces et à albumen charnu. L'huile que l'on peut extraire de cette graine rancit facilement au contact de l'air; aussi est-elle moins estimée que l'huile du péricarpe, appelée communément *huile de pulpe*.

1° *Péricarpe ou pulpe*. — La pulpe de l'Olive mûre est recouverte, à l'extérieur, par un épiderme qui devient violacé

ou noirâtre en mûrissant. Elle renferme de l'huile dans toutes ses cellules. On ne constate pas la présence du sucre ni celle de l'amidon. Le bichromate de potassium montre qu'il existe un peu de tannin, principalement vers la périphérie (1).

La formation des gouttelettes d'huile est libre : il n'y a pas de grains d'aleurone.

Formation de l'olive (Pl. 7, fig. 7). — Tout au début de sa formation, le péricarpe de la jeune olive présente une division à peu près nette en épicarpe, mésocarpe et endocarpe.

L'amande n'est pas encore formée. Les cellules du péricarpe renferment beaucoup de chlorophylle.

L'huile commence à apparaître d'abord dans les cellules périphériques du fruit, mais elle envahit ensuite, peu à peu, toutes les cellules déjà formées.

La liqueur cupro-potassique n'est pas réduite, mais cela n'indique pas une absence complète de matière sucrée. Il résulte, en effet, des expériences réalisées par de Luca, que, dès les premiers stades du développement, il existe, en même temps que la chlorophylle, une substance sucrée, la *mannite*, soluble dans l'eau, cristallisant en prismes rhomboïdaux droits, très fins, d'un éclat soyeux et qui ne réduisent pas la liqueur de Fehling. On la rencontre en abondance dans les feuilles et dans les jeunes olives. Ce principe sucré disparaît en même temps que la chlorophylle, au moment de la maturation de l'olive. Une autre substance, la *mannitose*, existe avec la chlorophylle. En fixant les éléments de l'eau, la mannitose passe à la mannite.

Ce glucoside est généralement considéré comme étant l'origine de la matière grasse contenue dans la pulpe de l'olive.

Quelques cellules scléreuses se forment dans la partie profonde de l'épicarpe au milieu des cellules à huile, mais le

(1) Il se produit également, dans la pulpe, un peu d'huile essentielle, formée aux dépens de la chlorophylle et qui donne à l'huile d'olive un parfum particulier.

mésocarpe est le lieu de formation par excellence des cellules scléreuses.

Une zone de vaisseaux se produit dans la partie de ce mésocarpe scléreux, qui touche à l'épicarpe. Tout d'abord, sur l'emplacement du mésocarpe, il y a des cellules à huile, mais elles renferment en même temps, un tannin réducteur qui contribue à la formation de l'enveloppe dure du noyau.

L'endocarpe est formé de cellules scléreuses couchées les unes contre les autres. Quelques-unes de ces cellules, moins aplaties que les autres, renferment, çà et là, un globule d'huile.

2° *Amande*. — La formation des réserves de l'amande rentre dans la loi générale.

Si nous considérons une jeune olive, cueillie le 30 août, nous voyons, au centre, une cavité délimitée par un tissu épais qui se lignifie fortement.

Les cotylédons sont déjà bien dessinés, mais ils ne renferment que quelques rares gouttelettes d'huile.

La substance sucrée, capable de réduire la liqueur de Fehling, qui faisait défaut dans la pulpe, se montre bientôt dans l'amande, et elle paraît d'abord plus abondante vers la périphérie que vers le centre. C'est à ce moment que les grains d'aleurone commencent à se former, ainsi que les gouttelettes d'huile.

Les matières azotées sont donc, dans l'amande de l'olive, comme dans celle des autres graines, le cortège habituel des matières grasses; et il importe de noter que les gouttelettes d'huile existent déjà un peu de temps avant qu'il n'y ait production de matière sucrée, susceptible de réduire la liqueur cupro-potassique. Cette dernière production contribue probablement à l'élaboration des cloisons, ou bien elle représente un excès de la formation de tannin réducteur que nous avons vu se produire dans le mésocarpe.

L'examen attentif du mode de formation de l'huile dans l'olive nous montre donc deux cas distincts : d'une part, formation de l'huile dans la pulpe aux dépens de la man-

nite ; d'autre part, formation d'huile dans l'amande, rentrant dans le cas général. Il faut en retenir ce fait que la production de l'huile grasse peut être tout à fait indépendante de celle des matières albuminoïdes.

4° FRUITS À PULPE CHARNUE ET À GRAINES OLÉAGINEUSES.

Les Tomates (*Lycopersicum*), les fruits du *Solanum tuberosum*, du *Solanum nigrum*, etc., élaborent les réserves de leurs graines au milieu d'une pulpe riche en protoplasma chlorophyllien, produisant lui-même un glucoside aqueux, non réducteur, qui donne à ces fruits une amertume très prononcée.

A maturité, les graines renferment une huile de coloration jaune verdâtre, qui ne se produit que sur la fin du développement, peu de temps avant la maturité. Nulle part, dans le cours du développement de ces graines, on ne trouve d'amidon ni de sucre réducteur.

Dans les exemples que je viens de citer, il faut remarquer que la maturation des graines se produit longtemps avant la maturation complète du fruit et, qu'en somme, l'huile s'élabore au milieu d'un tissu très riche en chlorophylle. La coloration jaune vert, particulière à cette huile, est due, très probablement, à ce qu'elle tient en dissolution une partie du glucoside non réducteur, formé dans la pulpe.

Une certaine quantité d'alcaloïde (solanine), qui se produit en même temps, dans ces tissus, doit s'y dissoudre également.

Les pépins de Poire, de Pomme, de Raisin renferment aussi de l'huile grasse.

Pomme. — Dans une Pomme de 5 à 6 centimètres de diamètre, c'est-à-dire ayant presque atteint sa grosseur normale, l'amande renferme des matières albuminoïdes abondantes et de nombreuses gouttelettes d'huile. Il n'y a ni sucre ni amidon.

Les enveloppes du pépin se colorent fortement en brun par les réactifs.

La pulpe charnue contient un peu de tannin et quelques fines gouttelettes d'huile essentielle, produites aux dépens du protoplasma chlorophyllien.

A un stade de développement moins avancé, la quantité de tannin qui existe dans la pulpe est beaucoup plus grande.

Poire. — Le mode de formation des réserves dans les pépins de la Poire est le même, avec cette différence que le réactif acide chlorhydrique accuse la présence d'un tannin colorable en rouge acajou extrêmement abondant, surtout dans l'endocarpe.

L'huile n'est révélée que très tard, après la formation des matières albuminoïdes.

Raisin. — Le pépin de Raisin contient aussi de l'huile que l'on peut extraire. Cette substance n'apparaît que très tard dans l'albumen, c'est-à-dire après la formation de l'enveloppe du pépin. Cette enveloppe cellulosique et ligneuse dérive en grande partie des composés tannoïdes, élaborés eux-mêmes par le protoplasma chlorophyllien de la pulpe.

Les composés tannoïdes restés dans la pulpe se transforment, partie en pigments qui se portent à la périphérie, et partie en glucoside, susceptible de donner finalement le sucre de Raisin.

Si l'on examine la formation des mêmes substances dans les amandes de Pêcher, d'Abricotier, de Prunier, on trouve que l'huile n'apparaît que très tard dans les cellules des tissus de réserve. et qu'elle se produit, comme précédemment, d'une manière indépendante des tannins et des glucosides qui fournissent des matériaux de constitution à la partie ligneuse du noyau et aux réserves sucrées de la pulpe.

Abricot. — Dans certains cas, les cellules épidermiques externes des téguments de l'amande sécrètent une essence colorée, d'abord en jaune d'or par les réactifs, puis en rouge brun, et enfin en violet améthyste. Cette essence donne un parfum et un goût particuliers à l'amande.

5° GRAINES RENFERMANT DES RÉSERVES OLÉAGINEUSES ET DES RÉSERVES AMYLACÉES SÉPARÉES.

Dans ce groupe, j'étudie quelques types de Graminées (Blé, Seigle, Orge, Maïs, etc.) qui produisent, ainsi que je l'ai déjà dit, une véritable graine oléagineuse pourvue d'un albumen farineux.

On doit à M. Müntz (1) des recherches assez étendues sur la nature des transformations chimiques que subissent les matières de réserve dans les grains de céréales. Ces recherches ont surtout porté sur les substances sucrées.

Les analyses de M. Müntz ont montré que la *Synanthrose*, substance analogue au synanthrose ou lévulose des Synanthérées, est très abondante au début de la formation de la graine. Elle diminue ensuite rapidement, en même temps que la proportion d'amidon augmente.

Dans un grain de Blé très jeune, on trouve. d'après M. Müntz, de la synanthrose mélangée à du glucose, mais la synanthrose diminue ensuite, tandis que le glucose provenant de réactions inverses augmente.

Dans le grain presque mûr, il y a mélange de sucre en proportion variable. Le saccharose persiste seul à la maturation complète.

L'Orge et l'Avoine ne contiennent plus que du sucre de Canne. A maturité, la synanthrose ne se dédouble pas; il persiste dans le Seigle.

Le Maïs contient, à maturité, du sucre de fruit avec du glucose et du lévulose.

M. Müntz a également analysé les feuilles et les tiges du Blé. Il trouve encore un mélange de sucre de Canne et de synanthrose.

Il n'avait pas été fait de recherches analogues sur la formation des matières grasses; j'ai cherché à combler en partie cette lacune au moyen des réactions microchimiques.

(1) Müntz, *Recherches chimiques sur la maturation des graines* (Ann. Sc. nat. Bot., 7e série. 1886).

1° *Blé*. — Le grain de Blé est un caryopse, c'est-à-dire qu'il porte les enveloppes du fruit appliquées sur l'amande. Le péricarpe est, en effet, représenté par la couche cornée jaune d'or qui recouvre l'amande.

L'assise à gluten correspond, d'après M. Aimé Girard (1), à l'enveloppe séminale.

Les cellules de l'embryon du grain de Blé contiendraient, d'après Lucas, différentes diastases, et de la *céréaline*, diastase saccharifère capable de transformer l'amidon.

Pour suivre attentivement les différentes phases du développement du grain de Blé, il est bon de pratiquer une double coloration. Les grains d'amidon, colorés en bleu par l'iodure de potassium iodé, ne se dissolvent plus lorsqu'on fait agir les vapeurs d'acide chlorhydrique, ce qui n'empêche pas la réaction des matières albuminoïdes de se manifester nettement.

L'ovaire d'un tout jeune grain de Blé (2 à 3 millim. de diam.), renferme de l'amidon dans toutes ses cellules, sauf dans l'épiderme et dans les poils qu'il porte. Au centre, on aperçoit la cavité de l'albumen, vide encore à cet âge, et entourée par une couche renfermant du pigment vert d'origine chlorophyllienne. (Pl. 7, fig. 8 et 9.)

Les matières albuminoïdes de réserve arrivent par les vaisseaux, pénètrent à travers l'enveloppe chlorophyllienne, et continuent leur chemin à l'intérieur de la cavité de l'albumen, en déposant le long du sillon latéral du futur grain de Blé une sorte de bourrelet de matières azotées. La couche chlorophyllienne touche elle-même au sillon.

De cette sorte de bourrelet de matières albuminoïdes se détachent deux rangées de cellules superposées, renfermant également des albuminoïdes, qui forment une double enveloppe tapissant intérieurement la couche verte. La plus intérieure de ces deux enveloppes grandira au détriment de l'autre et deviendra l'assise à gluten.

(1) A. Girard : *Valeur alimentaire du froment* (Ann. Chimie et Phys., 6e série, t. III, 1888).

Dans le même temps, des tractus de matières albuminoïdes (gluten), se séparent du bourrelet et envahissent les cellules de l'albumen.

La chlorophylle de la couche verte, dont il vient d'être question, prend tout d'abord un certain développement ; puis elle subit une modification profonde en donnant naissance à des produits tannoïdes, colorables en rouge brun par l'acide chlorhydrique. Ces substances colorent le Blé en jaune d'or, à maturité.

L'embryon apparaît vers l'extrémité de l'albumen qui avoisine le raphé. Il remplit peu à peu ses cellules de granulations d'aleurone et d'huile grasse. Cet embryon est naturellement situé à l'intérieur de l'assise à gluten, mais il reste au contact de cette dernière. Dans la suite du développement, l'assise à gluten s'amincit au point de contact et disparaît ; il en résulte que l'embryon arrive à toucher à la couche verte (Pl. 7, fig. 10). De la sorte, la substance tannoïde qui dérive de la chlorophylle, se trouve en partie absorbée par les tissus avoisinants, et c'est ce qui explique la coloration jaune verdâtre que l'on observe dans l'embryon du grain mûr. L'assise à gluten, séparée de la couche verte par les vestiges de la première enveloppe albuminoïde formée au début, se trouve protégée contre l'invasion de ce pigment et n'offre pas, par suite, de coloration particulière. Cette formation est très analogue à une production d'huile essentielle, et il est vraisemblable d'attribuer à cette huile particulière, l'odeur que possède la farine.

L'embryon organise ensuite ses tissus. Lorsque le grain de Blé a atteint une grosseur presque normale, les matières albuminoïdes se déposent, les grains d'aleurone se forment, et il est dès lors possible d'apercevoir des gouttelettes d'huile, en s'aidant des réactifs.

La formation des réserves dans cet embryon de Blé, pourvu, bien entendu, de son écusson, est donc en tout point identique à celle des réserves des autres graines oléagineuses.

L'amidon, qui était d'abord très abondant dans les tissus

de l'ovaire, diminue peu à peu : les cellules s'aplatissent, et elles ne renferment bientôt plus que des granulations disposées en files longitudinales.

Mais la matière amylacée, préalablement transformée en glucose, émigre peu à peu dans l'albumen, et commence à se précipiter à nouveau, au milieu du réticulum de matières albuminoïdes.

La formation amylacée est donc, comme on le voit, indépendante de la formation de l'embryon oléagineux, et il convient de considérer le dépôt d'amidon de l'albumen comme une réserve surajoutée.

2° *Seigle*, *Orge*, *Avoine*, etc. — Dans l'Orge, il n'y a pas de couche protectrice intercalée entre la couche verte et l'assise à gluten, de sorte que l'on trouve, dans les cellules de cette assise, une coloration rouge brun, qui est due à la présence du composé tannoïde, issu de la couche verte.

3° *Maïs*. — Dans le Maïs, l'embryon est placé à proximité des vaisseaux qui, dirigés cette fois suivant l'axe de l'ovaire, transportent des matériaux azotés en grande quantité.

Il n'y a pas de couche verte comme dans le Blé.

Comme dans le Blé, l'amidon abandonne peu à peu la paroi de l'ovaire pour venir s'accumuler dans l'albumen, au milieu du réseau formé par les matières albuminoïdes.

En fait, les matières albuminoïdes se déposent plus tôt dans le grain de Maïs que dans les autres graines, et il n'est pas surprenant que l'huile y apparaisse, elle-même, plus tôt. Dans un grain de Maïs de 5 millimètres de diamètre, en effet, on distingue très bien de l'huile dans l'assise à gluten et dans les cellules de l'embryon.

De plus, la quantité de matière amylacée qui se dépose est telle, qu'elle peut même se précipiter dans l'embryon oléagineux lui-même, de sorte qu'on en retrouve dans la même région lorsque le grain est complètement mûr.

Nature des matières albuminoïdes contenues dans les céréales. — D'après les recherches de Ritthausen, l'Orge se rapproche

du Blé par la composition de ses matières azotées, mais il ne contient pas de *gluten*. Le Maïs est riche en *fibrine*. Le Seigle contient peu de fibrine, mais il renferme de la *mucédine* et de la *caséine végétale*. L'Avoine se distingue par beaucoup de *légumine*.

6° BAIES OU GRAINES PRODUISANT DE L'HUILE GRASSE ET DE L'HUILE ESSENTIELLE.

Certains fruits (baies de Genévrier, fruits d'Ombellifères), sont extrêmement intéressants, parce qu'ils produisent, à la fois, des huiles grasses et des huiles essentielles.

Baie de Genévrier. — Si nous examinons des coupes pratiquées dans la pulpe d'une baie de Genévrier très jeune, de 3 millimètres de diamètre par exemple, nous voyons un tissu riche en chlorophylle, au milieu duquel se produisent des gouttelettes d'huile essentielle qui s'accumulent dans des poches sécrétrices, formées par écartement des cellules.

Le pigment noir que l'on trouve dans l'épiderme de la baie mûre commence à se former à ce stade. On le reconnaît à la coloration rouge acajou clair qu'il prend sous l'influence des réactifs.

Une double rangée de cellules, dans lesquelles se produit une huile essentielle peu différenciée, représente l'épiderme interne de la pulpe.

La graine, de forme vaguement triangulaire, présente trois enveloppes :

L'enveloppe externe forme deux rangées de cellules renfermant des essences fortement mélangées de produits tannoïdes;

L'enveloppe moyenne, très développée, montre des cellules dont on voit bien le noyau et qui ne se colorent pas;

L'enveloppe profonde se colore fortement par l'acide chlorhydrique; un peu plus tard, cette enveloppe deviendra extrêmement ligneuse.

L'huile grasse est révélée, comme d'ordinaire, après le dépôt des matières albuminoïdes de réserve dans l'albumen, et à

une époque où les communications avec les tissus de l'ovaire sont difficiles, sinon impossibles. Il faut donc, encore une fois, admettre que la matière grasse provient d'un cheminement plus lointain, et qu'elle arrive, entraînée par les matières albuminoïdes de réserve qui pénètrent dans l'albumen par le raphé.

Il est intéressant, d'autre part, de faire remarquer qu'il y a une certaine similitude entre la formation d'une baie de Genévrier et celle d'une olive. La seule différence consiste en ce que, dans un cas, le protoplasma chlorophyllien produit de l'huile essentielle, tandis que dans l'autre il donne de l'huile, mais en passant par un composé intermédiaire, la *mannite*.

Formation libre de l'huile grasse dans les tissus. — En outre des exemples de formation libre d'huile grasse que je viens de signaler, on peut en citer beaucoup d'autres, faciles à observer, chez les Algues vertes, chez les Hépatiques et surtout chez les Monocotylédones où j'ai souvent constaté la présence de cette substance, dans les feuilles et dans les hampes florales (Jacinthe, Lis, Tubéreuse).

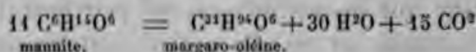
M. H. Jacob de Cordemoy m'a également montré de très nombreuses gouttelettes d'huile grasse dans les coupes de tiges très jeunes d'*Ipomea batatas*. Les gouttelettes formées dans les tiges de cette plante se rassemblent dans des canaux sécréteurs que l'on pourrait appeler pour cette raison des *canaux oléifères*.

Les recherches du même auteur sur le mode de formation de la zone d'accroissement secondaire des Liliacées (1) ont montré qu'il se produisait, parfois, une grande accumulation d'huile dans les rhizomes de ces plantes et que cette substance servait alors, comme une réserve, à la formation de nouveaux tissus et au développement des bourgeons.

Ces observations indiquent que l'huile grasse est le ré-

(1) H. Jacob de Cordemoy, *Sur les tissus secondaires de réserve des Monocotylédones arborescentes* (Comptes rendus, 10 juillet 1893).

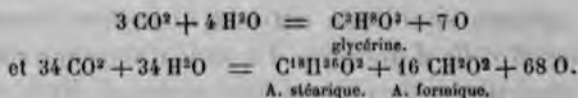
sultat de l'activité du protoplasma chlorophyllien, et en interprétant les expériences de de Luca, on écrira (1) :



$$11\,C^6H^{14}O^6 = C^{51}H^{94}O^6 + 30\,H^2O + 15\,CO^2$$

mannite. margaro-oléine.

Ou bien encore, si l'on tient compte de la présence, généralement constatée, de l'acide formique dans les feuilles :



$$3\,CO^2 + 4\,H^2O = C^3H^8O^3 + 7\,O$$

glycérine.

$$\text{et } 34\,CO^2 + 34\,H^2O = C^{18}H^{36}O^2 + 16\,CH^2O^2 + 68\,O.$$

A. stéarique. A. formique.

Origine des matières albuminoïdes de réserve. — La formation des matières albuminoïdes, beaucoup plus compliquée, peut également s'expliquer, si l'on considère la présence, souvent reconnue dans les feuilles, de l'aldéhyde formique, du groupe cyanhydrique, et de l'eau :



$$66\,CH^2O + 17\,CAzH = C^{67}H^{103}Az^{17}O^{22} + 21\,CH^2O^2 + 2\,HO^2.$$

aldéhyde formique. groupe cyanhydrique. albuminoïde. A. formique.

Les données microchimiques confirment pleinement, comme on le voit, les équations chimiques.

CONCLUSIONS.

Il résulte des observations précédentes, qu'il y a lieu de distinguer deux cas dans le mode de formation de l'huile. La matière grasse peut, en effet, se déposer, soit dans les albumens ou dans les cotylédons des graines, soit à l'état libre, dans les autres parties de la plante.

1° Dans le premier cas, la production de l'huile est intimement liée à celle des matières albuminoïdes. Cette substance est révélée, dans les tissus de réserve, au moment de la maturation de la graine et après que les matières azotées ont été elles-mêmes amassées en grande partie. En fait, partout où l'on rencontre des matières albuminoïdes en

(1) A. Gautier, *Chimie biologique*.

quantité notable (Noix, Chanvre, Blé, Maïs), il est toujours possible de provoquer l'apparition de l'huile, même lorsqu'elle semble à première vue ne pas devoir exister;

2° Les matières albuminoïdes, convenablement diluées par le suc cellulaire de la plante, se comportent donc comme un dissolvant spécial des matières grasses, susceptible de les entraîner dans les parties où ces matières albuminoïdes vont elles-mêmes se déposer à la maturation de la graine. — L'étude de la germination des graines m'a conduit à formuler une remarque analogue;

3° L'apparition de l'huile dans les cellules se produit au moment de la dessiccation, et elle correspond à la formation des grains d'aleurone qui représentent, comme on le sait, des hydroleucites albuminifères desséchés. Les matières azotées (cristalloïdes) et les sels (globoïdes) se séparent, par perte d'eau, de la matière grasse, qui peut se réunir en globules, si elle se trouve en quantité suffisante;

4° Dans le second cas, le dépôt de la matière grasse se fait dans les parties vertes. On admet que cette matière provient de l'activité du protoplasma chlorophyllien, et qu'elle dérive d'un glucoside intermédiaire, qui peut être la *mannite* dans certains cas (Olivier).

En réalité, ce mode de formation de l'huile est général, et il a lieu dans toutes les parties vertes de la plante; mais la matière grasse s'accumule, de préférence, en certains points (pulpe de l'olive, réserves des graines, etc.);

5° Les transformations qui se produisent dans les parois du fruit donnent des tannins, des sucres, des tissus lignifiés, des huiles essentielles, mais elles ne concourent pas à la formation de l'huile grasse.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR L'ORIGINE DU PARFUM DES PLANTES.

GÉNÉRALITÉS SUR LES HUILES ESSENTIELLES.

Le parfum qui s'exhale des diverses parties d'une plante, des fleurs ou des fruits principalement, est dû, le plus souvent, aux modifications physiques ou chimiques que subissent certains produits que l'on rencontre dans les cellules végétales, sous forme de gouttelettes huileuses très réfringentes, volatiles et odorantes, et que l'on nomme, pour cette raison, des *huiles essentielles* ou simplement des *essences*.

Les huiles essentielles sont très peu solubles dans l'eau; elles se dissolvent, au contraire, très facilement dans l'alcool, le sulfure de carbone et les huiles grasses. Elles ne laissent pas de trace durable sur le papier. Généralement plus légères que l'eau, elles peuvent cependant avoir quelquefois une densité supérieure à celle de ce liquide (ess. de cannelle, ess. de Girofle). Au point de vue chimique, les essences sont principalement formées par des carbures d'hydrogène, plus ou moins riches en hydrogène (essence de térébenthine), ou par des mélanges de plusieurs carbures polymères ou isomères. Certaines essences renferment de l'oxygène (ess. de Rue).

Action de l'oxygène. — De même que les huiles grasses, les essences peuvent être profondément modifiées par l'action de l'oxygène. En effet, si l'on place une huile essentielle,

essence de térébenthine ou de Citron, dans un vase entièrement plein et bouché hermétiquement, on peut la conserver pendant très longtemps, surtout si l'on a soin de maintenir le récipient dans un lieu frais et à l'abri de la lumière. Mais si, au contraire, on fait intervenir les deux facteurs, oxygène et lumière, l'essence absorbe de l'oxygène en quantité considérable, modifie sa couleur et se transforme, au bout de peu de temps, en une matière plus ou moins pâteuse, possédant encore une odeur très forte : s'est un *baume*. Si l'action se prolonge, le baume se transforme ensuite en une substance brunâtre, inodore, qu'on appelle une *résine*. Une résine naturelle est le plus souvent un mélange de plusieurs résines.

Les essences ne se rencontrent presque jamais à l'état de composé simple. On le démontre en pratiquant la distillation fractionnée.

On distingue principalement deux sortes d'éléments : les *carbures d'hydrogène*, corps liquides, en général, auxquels on donne le nom d'*Élæoptènes*, et les *principes oxygénés*, très souvent solides, qui portent le nom de *Stéaroptènes*.

Les huiles essentielles ne se dédoublent pas, comme les huiles grasses, sous l'influence de l'eau ou des acides. Toutefois, elles peuvent former avec l'eau, de véritables hydrates de composition bien définie.

TECHNIQUE MICROSCOPIQUE.

Réactifs des huiles essentielles. — Dans un certain nombre de cas, l'examen microscopique suffit pour reconnaître la présence des huiles essentielles dans les tissus. Les poches sécrétrices des Citrus, les canaux sécréteurs des Ombellifères ont été jusqu'ici observés par ce simple moyen.

Acide osmique. — M. Blondel (1) a signalé l'emploi de l'acide osmique pour la localisation de l'essence dans les pétales de la Rose. Mais, comme je l'ai déjà fait remarquer, à propos de

(1) Blondel, *Produits odorants des Rosiers.* Thèse de la Faculté de médecine, 1889.

la technique des huiles grasses, il peut y avoir, dans les cellules, d'autres substances qui réduisent l'acide osmique.

Pour déceler la présence des essences volatiles dans les tissus, j'emploie le procédé suivant (1) :

Vapeurs d'acide chlorhydrique. — Les coupes de pétales, de sépales ou de feuilles, sont faites à sec, avec un rasoir bien affilé, et plongées, pendant une ou deux minutes, dans le réactif de Bræmer (2), solution d'acétate et de tungstate de soude :

Tungstate....................	1. (Na^2TuO^4, H^2O).
Acétate......................	2. ($C^2H^3NaO^2$).
Eau q. s. p. 10 cc.	

Ce réactif précipite les tannins en jaune fauve.

Les coupes ainsi traitées, sont lavées à grande eau et exposées aux vapeurs d'acide chlorhydrique dans une petite chambre humide, composée d'un anneau de verre, collé sur une lame porte-objet et fermée par une lamelle mince servant de couvercle.

Presque immédiatement, les essences apparaissent comme des globules sphériques d'aspect huileux et colorés en jaune d'or, quelquefois lavé d'une teinte verdâtre. Cette réaction, très nette, ne dure pas longtemps et disparaît au bout de quatre ou cinq minutes.

Sous l'influence de ces réactifs, les différentes substances qui peuvent se trouver renfermées dans les cellules en même temps que les essences, se comportent toutes d'une manière différente.

La chlorophylle normale résiste à l'action du réactif. Mais si elle tend, au contraire, à se transformer pour donner des composés tannoïdes, elle prend une teinte fauve particulière qui envahit les cellules et ne trompe jamais un œil exercé.

Au surplus, on peut, non seulement distinguer la chloro-

(1) E. Mesnard, *Recherches sur le mode de production du parfum dans les fleurs* (Comptes rendus, 21 novembre 1892).

(2) L. Bræmer, *Les Tannoïdes*. Toulouse, Lagarde et Sebille, 1891.

phylle et les globules d'essence, colorables en jaune d'or, qui sont les deux termes extrêmes d'une même série, mais on peut encore reconnaître des essences parvenues à un degré moins avancé de transformation, et des tannins.

Parfois les pigments dissous dans les huiles essentielles ajoutent une coloration très vive aux gouttelettes rassemblées par le réactif.

Réactifs des tannins et des glucosides. — Comme réactif des tannins, on emploie, le plus souvent, les *sels de fer*. Mais il importe de bien savoir que, dans l'état actuel de la science, ces sels ne peuvent pas servir à établir des caractères spécifiques pour distinguer les différentes sortes de tannin. Plusieurs autres substances, les phénols, les acides, les glucosides, se colorent également par les sels de fer.

Et d'ailleurs, ces réactifs ont le grave inconvénient de diffuser dans les coupes et d'enlever toute précision aux observations.

En Allemagne, on emploie beaucoup le bichromate de potassium, en solution au 1/10, préconisée par Sanio.

Le réactif de Bræmer est excellent. En faisant agir successivement ce réactif et les vapeurs d'acide chlorhydrique, j'obtiens une coloration fauve, s'il n'y a que de faibles traces de tannin, et une coloration rougeâtre ou rouge brun plus ou moins foncée, suivant les cas, si les tannins sont plus abondants. Néanmoins, je n'ai pas cherché, jusqu'ici, à établir des divisions parmi tous ces tannins. Dans le travail qui va suivre, j'emploierai souvent la désignation de *composé tannoïde* en parlant d'un tannin quelconque indéterminé.

HISTORIQUE.

De toute antiquité, l'esprit industrieux des hommes s'est efforcé d'arracher aux plantes leur délicieux arome, et les parfums ont toujours été en grand honneur, surtout chez les peuples Orientaux. L'usage des parfums n'est apparu que plus tard chez les peuples du Nord, mais il s'y est développé,

on peut le dire, au suprême degré, en donnant naissance à une industrie, devenue très florissante en France, grâce au développement de la culture des fleurs, dans nos régions privilégiées de la Provence, de la Limagne, et même de la banlieue de Paris. Mais cette industrie n'est pas, comme la plupart de nos grandes industries modernes, guidée par des règles précises. Le mode de production des essences n'est pas exactement connu, et, par suite, les procédés d'extraction laissent beaucoup à désirer au point de vue rationnel.

Sans doute, cet état d'infériorité s'explique très bien, si l'on songe que la Parfumerie a toujours été extrêmement rémunératrice pour ceux qui la pratiquent, et qu'il leur a toujours suffi de mettre en usage les vieux procédés, pour rester à la hauteur de leurs affaires; mais, il faut bien le reconnaître, les données botaniques, capables de les renseigner exactement sur la genèse des parfums dans les végétaux, leur font à peu près complètement défaut.

En effet, la liste des travaux de botanique, relatifs à ce genre de question n'est pas très longue, comme il est facile de le voir.

De 1745 à 1756, Guettard (1) publie une dizaine de mémoires sur les organes glandulaires des plantes.

Ce travail est revisé par Mirbel (2) en 1824.

Une étude extrêmement intéressante sur le même sujet, a été publiée plus récemment, en 1871, par M. Martinet (3), qui a joint à ses recherches sur le développement et sur l'anatomie des organes sécréteurs des végétaux, des remarques physiologiques curieuses.

M. Martinet a surtout décrit les poils glanduleux des Labiées.

En 1875, M. J. Chatin (4) examine à nouveau le mode de

(1) Guettard, *Dix mémoires sur les glandes des plantes* (Mém. de l'Acad. des Sc., de 1745 à 1756).

(2) Mirbel, *Éléments de physiologie végétale et de botanique.*

(3) Martinet, *Organes de sécrétion des végétaux* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XIV, 1871).

(4) J. Chatin, *Études histologiques et histogéniques sur les glandes foliaires*

formation des poches sécrétrices, mais il se place plus spécialement au point de vue du développement.

D'autres observateurs, MM. Franck (1), de Bary (2), se préoccupent de savoir si les poches sécrétrices se forment suivant le mode *schizogène*, c'est-à-dire par écartement de cellules voisines, ou suivant le mode *lysigène*, c'est-à-dire par destruction ou résorption d'un certain nombre de cellules.

Dans une longue série de mémoires, publiés de 1857 à 1887, M. Trécul a décrit le résultat de ses patientes recherches sur la topographie des organes sécréteurs chez les végétaux, principalement chez les Ombellifères. M. Van Tieghem (3), réalisant un travail d'ensemble sur l'anatomie des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices, a montré tout le parti qu'on en pouvait tirer pour déterminer les affinités de certains genres.

Le développement des poches sécrétrices a été étudié, plus récemment encore, par Mlle A. Leblois (4).

Mais, en dehors des observations de M. Martinet, rien n'avait été fait avant M. Blondel (5) pour fixer, par des réactifs microchimiques, le siège d'élection du parfum des fleurs.

M. Blondel borne son étude au genre *Rosa*. Le réactif qu'il emploie, l'acide osmique, lui donne à peu près exactement le mode de localisation de l'essence de Rose, mais il ne lui fournit aucune indication sur le mode de production de ce parfum. M. Blondel donne des renseignements très intéressants sur la culture des roses et il essaye d'établir une classification des odeurs, spéciale au genre *Rosa*.

Quant aux circonstances physiologiques qui président au

intérieures et sur quelques productions analogues (Ann. Sc. nat., 6e série, t. II, 1875).

(1) *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1868.

(2) *Vergleichende Anatomie* (1877).

(3) Ph. Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. Sc. nat., 5e série. t. XVI, 1872). — *Deuxième mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes*.......... (*Id.*, 7e série, t. I, 1885).

(4) Mlle A. Leblois, *Recherches sur l'origine et le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétices* (Ann sc. nat., 7e série, VI, 1887).

(5) Blondel, *Produits odorants des Rosiers*.

dégagement du parfum, elles sont peu connues, et rien de bien précis n'a été écrit jusqu'ici sur ce sujet. Toutefois, une tentative sérieuse avait été faite, il y a longtemps déjà, par l'Académie des Sciences de Belgique, qui proposait, en 1838, comme sujet de concours d'*Exposer la théorie de la formation des odeurs dans les fleurs*.

Le Dr A. Trinchinetti, de Monza, présenta un mémoire qui fut examiné par Morren (1). L'auteur se servait exclusivement de l'odorat pour distinguer dans quelles parties des fleurs se localisaient les odeurs, et il s'appliquait principalement à établir une classification des plantes, basée sur les circonstances physiologiques pendant lesquelles elles dégagent leur parfum.

Le désir de ranger les différentes odeurs dans un certain nombre de catégories a souvent préoccupé les auteurs.

En 1820, Virey consacre un chapitre de son *Histoire naturelle des Médicaments et des Poisons* à l'étude des odeurs alimentaires et médicamenteuses et des odeurs de toilette. Ce mémoire est plein d'aperçus ingénieux et d'observations générales sur les odeurs, mais la grande préoccupation de l'auteur, c'est d'établir une classification des odeurs d'origine animale ou végétale ; il n'admet pas moins de vingt-six catégories.

Les mêmes recherches pour classer les produits odorants ont été reprises plus récemment par M. Fée (2), mais elles ne paraissent pas devoir donner des résultats plus concluants que ceux qui avaient été obtenus par Virey, étant donné le nombre considérable de types auxquels cet auteur est obligé de se rapporter.

Les classifications doivent non seulement s'adresser aux odeurs dégagées par les plantes ou les animaux, d'une manière générale, mais elles doivent aussi se préoccuper des essences utilisées dans la pratique courante et elles peuvent

(1) Morren, voyez *Mémoires divers*.
(2) Fée, *Sur l'Odorat et les Odeurs* (Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique, 1866).

alors avoir de l'intérêt au point de vue de la Parfumerie.

Dans cet ordre d'idées, il faut citer, comme l'une des classifications les plus ingénieuses qui aient jamais été tentées, les *gammes d'odeurs* établies par S. Piesse (1). Cet auteur choisit les odeurs qui sont le plus spécialement employées dans la Parfumerie, et il place dans des gammes, le nom de chaque odeur dans la position correspondante, à son effet sur l'odorat.

Toutes les odeurs peuvent être classées de cette manière. Il y a des odeurs qui n'admettent ni dièzes ni bémols, et il y en a d'autres qui feraient presque une gamme à elles seules, grâce à leurs diverses nuances. La classe d'odeurs qui contient le plus de variétés est celle du Citron.

Avec ces gammes, le parfumeur peut confectionner des bouquets d'odeurs primitives. Il lui suffit de choisir celles qui s'accordent ensemble et produisent un parfum harmonieux.

ÉTUDE MICROCHIMIQUE DU MODE DE LOCALISATION DES ESSENCES

Dans un certain nombre d'espèces végétales appartenant à des familles variées.

Comme on vient de le voir, l'étude du mode de localisation et de formation du parfum dans les plantes n'a pas été poussée très loin : la tendance à grouper les odeurs en catégories spéciales et l'insuffisance des réactifs, mis à la disposition des chercheurs, ayant contribué à donner aux esprits une autre direction.

Je vais chercher à envisager la question en me plaçant à ce point de vue particulier et sans prétendre, en aucune façon, jeter la lumière sur tous les points à la fois.

1° Jasmin (*Jasminum odoratissimum*).

Le Jasmin fournit l'une des essences les plus estimées de

(1) S. Piesse, *Chimie des Parfums* (trad. Massignon), 1890.

la Parfumerie. Pour l'obtenir, on soumet les fleurs à l'opération connue sous le nom d'*enfleurage*.

Par la distillation on peut aussi obtenir un excellent produit odorant; mais il est inférieur, comme qualité, à celui que l'on recueille en employant la précédente méthode.

a. *Fleur épanouie.* — La corolle de la fleur du Jasmin est d'un blanc éclatant, avec un aspect gras et luisant tout particulier. Le calice est légèrement pigmenté en violet sur sa face externe. Les pièces florales se soudent en un périanthe longuement tubulé.

L'huile essentielle est surtout localisée sur la *face supérieure* ou *interne* des pétales, dans leur partie élargie. Sous l'influence des réactifs, les gouttelettes d'essence apparaissent en jaune d'or, dans les cellules épidermiques arrondies, papilliformes, pouvant également contenir de l'amidon provenant d'un cheminement plus lointain.

Il n'y a pas d'essence dans la partie inférieure du tube de la corolle. Quelques gouttelettes d'huile essentielle existent également sur la face externe ou inférieure des pétales, mais elles sont accompagnées d'une notable quantité de composés, prenant la teinte fauve et trouble, des substances tannoïdes.

Les pièces calicinales présentent une semblable disposition, mais ici, l'essence se teinte davantage en vert, comme si elle tenait en dissolution des produits d'origine chlorophyllienne.

Quelques cellules de la face externe des sépales sont teintées en violet par le pigment.

Certaines cellules du parenchyme présentent également, la teinte des composés tannoïdes. On y trouve, en même temps, quelques gouttelettes d'huile grasse, reconnaissables à leur fixité, en présence des vapeurs d'acide chlorhydrique.

b. *Fleur en bouton.* — Dans les tissus d'un bouton très jeune on ne trouve que de la chlorophylle ; le tannin n'existe pas. Un peu plus tard on trouve du tannin, mal caractérisé d'ailleurs, répandu un peu au hasard dans la coupe. La colora-

tion des tannins est beaucoup mieux marquée dans l'assise épidermique externe des pétales. Dans l'assise épidermique interne, au contraire, on ne trouve pas de tannin, mais, par contre, il y a encore de la chlorophylle.

Le tannin se produit donc du côté où il y a de l'air et de la lumière ; l'essence, au contraire, apparaît de préférence dans les parties les mieux cachées du bouton.

Les vapeurs d'acide chlorhydrique permettent d'ailleurs de distinguer tous les composés tannoïdes intermédiaires des cellules comprises entre celles qui produisent du pigment, d'une part, et celles qui renferment de la chlorophylle, d'autre part.

Chez le Jasmin, on trouve de plus, sur la face interne des bractées, des poils gonflés d'une certaine huile essentielle, indéterminée.

Près de la base de ces poils, il est facile d'observer une plage, assez étendue, presque entièrement dépourvue de chlorophylle, tandis que tout le reste de la bractée en contient abondamment.

On voit donc que la chlorophylle, ou, pour être plus exact, le protoplasma chlorophyllien, a contribué à l'élaboration de l'essence.

2° Rose (*Rosa centifolia*).

Les pétales de la Rose, généralement brillants et satinés sur leur face interne, ont, au contraire, l'aspect terne sur leur face opposée. Le velouté de la face interne est dû au jeu de la lumière sur la surface des cellules épidermiques papilliformes, qui recouvrent les pétales de ce côté. C'est dans ces cellules spéciales que se trouve généralement l'essence.

Les cellules de l'épiderme externe n'ont aucune forme spéciale, et elles contiennent assez fréquemment une essence peu élaborée ; il en est de même pour les cellules de la face interne, dans la région de l'onglet.

M. Blondel (1) décrit et figure exactement les cellules de l'é-

(1) Blondel, *loc. cit.*.

piderme supérieur. Ces cellules sont des mamelons coniques qui, vus d'en haut, présentent une striation rayonnante due, à ce que je crois, à des plissements nombreux de l'enveloppe cireuse qui recouvre la cuticule.

Pour déterminer le siège du parfum dans la Rose, M. Blondel traite les coupes minces, pendant quelques instants, par l'acide osmique à 1/200; il lave rapidement et monte aussitôt dans la glycérine. Il constate que les cellules des deux épidermes sont remplies d'une *masse noire*, ainsi que quelques cellules du mésophylle.

Mais l'acide osmique, ainsi employé, est susceptible de colorer en noir les graisses, le protoplasma vivant, les huiles fixes, les huiles essentielles et même le tannin, de sorte qu'il est impossible de compter sur cette substance pour l'étude de la localisation des huiles essentielles d'une manière générale, et même pour le cas particulier de la Rose.

Par l'emploi de l'acide osmique, on arrive, en effet, à considérer les cellules épidermiques des deux faces des pétales comme étant le siège d'élection du parfum, mais on n'en a pas la preuve certaine.

Au surplus, on ne peut pas saisir le moment précis de la formation de l'essence, car, dans les mamelons floraux très jeunes, l'acide osmique se réduit abondamment, à cause de la matière grasse et des tannins qui s'y trouvent contenus.

L'emploi de l'acide chlorhydrique en vapeurs est beaucoup plus avantageux, car il permet de faire apparaître l'essence en gouttelettes jaune d'or pouvant devenir, plus ou moins vert, suivant les cas.

a. *Fleur épanouie* (Pl. VIII, fig. 1). — Les gouttelettes apparaissent dans toutes les cellules de la face interne des pétales, sauf vers le point d'attache de ces pièces florales. Il n'y en a très peu sur la face externe. Toutefois, dans les Roses à pétales nombreux où les différentes pièces peuvent se recouvrir les unes les autres, on trouve de l'essence dans les épidermes des deux faces.

b. *Fleur en bouton*. — Dans un bouton prêt à s'épanouir,

les gouttelettes ne se forment pas encore. Tout le suc cellulaire se colore d'une teinte diffuse jaunâtre trouble. Le bichromate de potassium et le perchlorure de fer décèlent la présence d'une faible quantité de tannin : ce composé se trouve surtout dans les cellules orientées du côté externe.

Si l'on pratique une coupe dans la région calicinale du même bouton, on trouve de la chlorophylle en abondance avec, çà et là, quelques îlots de cellules renfermant des composés tannoïdes, ce qui tend à faire croire à une transformation de la chlorophylle en composés tannoïdes.

L'odeur de la Rose ne provient pas toujours de l'essence renfermée dans les cellules épidermiques des pétales. On trouve sur les pièces du calice, des poils très développés (Rose moussue, R. centifolia, v. muscosa), et qui donnent une odeur térébenthineuse.

Flückiger et Tschirsch admettent que les huiles essentielles et les résines se forment aux dépens de l'amidon ou même de la cellulose. Cette opinion n'est pas celle de M. Blondel; elle n'est pas davantage la mienne. L'amidon se rencontre, en effet, dans toutes les cellules d'une préparation, même dans les cellules à essence; mais sa présence n'est pas constante dans toutes les variétés de Roses. La matière amylacée se trouve ordinairement plus abondante dans les pétales jeunes et encore imparfaitement développés, et elle doit surtout contribuer à la formation des matériaux cellulosiques, nécessaires à la consolidation des cloisons.

L'essence provient ici, comme partout ailleurs, de la transformation des composés tannoïdes produits par la chlorophylle.

La distribution et la coloration des pigments sont fort variables. Lorsqu'il s'agit de coloration rose ou rouge pâle, les pigments se localisent d'un seul côté de la fleur, très souvent sur la face externe, mais si la coloration est plus abondante et devient rouge foncé, par exemple, toutes les cellules de l'épaisseur des pétales peuvent être colorées.

Dans les Roses thé et les Roses jaunes le pigment est généralement très tannoïde.

Essence de Rose. — L'essence de Rose est formée d'un principe oxygéné, tenant en dissolution un carbure solide répondant à la formule C^nH^n, corps inodore à froid, mais qui répand, quand on le chauffe, une odeur de cire ou de graisse chauffée. Par refroidissement, ce carbure donne de petits cristaux, formés de pyramides hexaédriques tronquées. Il fond à 32° C. et ses caractères le rapprochent de la paraffine, car il se dissout fort peu dans l'alcool froid de densité 0,838; il est insoluble dans l'éther, le chloroforme, l'huile d'olive, insoluble dans la potasse et l'ammoniaque.

L'essence de Rose, formée de deux corps différents, l'un liquide, l'autre solide, se prend par le froid en une masse butyreuse, composée de feuillets transparents. La proportion des deux principes qu'elle renferme est variable.

L'essence de Rose s'obtient, en Provence comme en Turquie et en Perse, par la distillation pure et simple. Dans cette opération, le revêtement de cire qui recouvre les cellules épidermiques se dissout partiellement. L'essence est entraînée avec une partie du contenu cellulaire, et recueillie par condensation à la surface de l'eau du réfrigérant de l'alambic.

Les Roses que l'on traite le plus généralement pour l'extraction du parfum, sont la Rose à cent-feuilles (Rosa centifolia) et la Rose de Damas (R. Damascæna). Le parfum que l'on obtiendrait avec les autres Roses, serait trop peu abondant, ou bien il manquerait de quelques-unes des qualités que l'on recherche dans l'essence commerciale.

L'essence de Rose, peu employée à l'état pur, s'emploie beaucoup mélangée avec d'autres essences pour la confection des bouquets, surtout à cause de la propriété qu'elle possède, ainsi que le musc, de donner de la *fixité* à des parfums trop volatils ou trop fugaces.

Mais l'habileté des parfumeurs supplée largement à l'insuffisance des productions naturelles. C'est ainsi que l'on connaît des extraits de Roses triples, de Roses blanches, de

Roses thé, de Roses moussues, de Roses doubles et de Roses de Chine, etc., dont la confection s'obtient facilement à l'aide de recettes particulières.

3° Aubépine (*Cratægus oxyacantha*).

L'essence est localisée, comme dans la Rose, dans les cellules épidermiques papilliformes de la face interne des pétales.

On en trouve également quelques gouttelettes dans l'épiderme externe, mais seulement dans les parties marginales. Des coupes minces, pratiquées dans des boutons non encore épanouis, prennent une coloration rouge acajou, après le traitement par les réactifs. Cette coloration spéciale est due au tannin que l'on rencontre dans cette espèce.

Les tannoïdes s'accumulent de préférence dans les cellules épidermiques de la face externe, c'est-à-dire du côté exposé à la lumière et à l'air. L'odeur de l'Aubépine rappelle celle d'une ammoniaque composée, la *diméthylamine*.

4° Violette (*Viola odorata*).

Le délicieux parfum que dégage la Violette est, on peut le dire, universellement apprécié. Toutes les parties de la plante, feuilles, tiges, racines, sont susceptibles de dégager une odeur, mais l'huile essentielle, qui produit le véritable parfum de Violette, se trouve localisée dans la fleur.

Si l'on soumettait les coupes de pétale de Violette à l'action directe des vapeurs d'acide chlorhydrique, on obtiendrait aussitôt une coloration rouge très vive et tout à fait diffuse, due à l'action de l'acide sur le suc violet qui se trouve dans les cellules, et il serait impossible de faire une observation précise. L'immersion préalable dans l'acéto-tungstate de soude, simplement utile dans beaucoup de cas, s'impose donc lorsqu'on étudie cette espèce. La solution alcaline précipite les sucs tannoïdes en les colorant en vert.

Sous l'influence de l'acide, le contenu cellulaire devient bleuâtre, puis rouge, mais cette dernière coloration ne persiste que dans les cellules où il existe des gouttelettes d'essence : le pigment violet, partiellement dissous dans l'essence, échappe, en effet, à l'action du réactif alcalin et reprend bien vite sa coloration rouge vif, sous l'influence des vapeurs acides (Pl. VIII, fig. 2).

Comme dans la Rose, l'essence se trouve localisée de préférence dans les cellules épidermiques arrondies de la face interne des pétales, mais il peut aussi en exister dans les cellules épidermiques de la face externe, et ceci se comprend aisément si l'on remarque que, dans le bouton de la fleur de Violette, les pétales sont enroulés les uns sur les autres, autour de l'axe de la fleur.

Il en résulte alors que certaines parties des pétales se trouvent complètement cachées, et ont leurs deux surfaces également abritées contre l'air et la lumière.

Si l'on étudie une coupe longitudinale d'un pétale de Violette, en ayant soin de passer par la région de l'onglet, on observe d'abord de la chlorophylle dans toutes les cellules; mais, un peu plus loin, les cellules épidermiques internes renferment une essence huileuse, colorée en jaune, qui ne tarde pas à se transformer en gouttelettes.

Il n'est pas difficile, de plus, d'observer au-dessous de ces dernières cellules, c'est-à-dire dans le mésophylle, des masses de pigment coloré que l'on voit bientôt se superposer aux gouttelettes d'essence elles-mêmes. Ici donc, l'origine chlorophyllienne de l'essence ne paraît pas douteuse.

5° Lis (*Lilium candidum*).

Malgré la finesse et la force de son parfum, le Lis n'est pas une plante cultivée pour la Parfumerie. On peut, en effet, extraire ce parfum en faisant macérer les fleurs dans de l'huile d'olive, mais il faut renouveler un grand nombre de fois l'opération, en employant toujours la même huile. Le prix de revient de ce parfum est alors beaucoup trop

élevé et l'on préfère, dans la pratique, imiter l'extrait de Lis par des mélanges de diverses essences.

a. *Fleur épanouie.* — Une coupe pratiquée dans un pétale de fleur adulte (Pl. VIII, fig. 4), montre de belles gouttelettes d'essence, d'un jaune vert pomme vif, dans toutes les cellules épidermiques de la face interne ou supérieure, et dans les cellules de la face externe, mais dans les parties marginales seulement.

L'essence est peu abondante dans les sépales. Elle s'observe encore dans les cellules de la face interne, sous forme de gouttelettes jaune vert. Au bout de quelque temps l'essence disparaît et il reste une coloration tannoïde qui s'étend aux cellules sous-jacentes.

Vers l'extrémité libre des sépales, il y a des cellules allongées en forme de doigt de gant et qui renferment une essence particulière.

L'étude de la partie basilaire d'un pétale est intéressante. Là, en effet, on peut encore observer, dans les tissus sous-jacents, un peu de chlorophylle qui n'a pas encore disparu. L'assise épidermique renferme de l'essence ; elle est séparée des cellules à chlorophylle par une plage intermédiaire dans laquelle s'opère la transformation.

b. *Fleur en bouton.* — Le bouton, qui était d'abord complètement vert, modifie peu à peu sa coloration et devient légèrement verdâtre ou bleuâtre. Il ne commence à exhaler une odeur qu'au moment de son épanouissement.

Toutefois, l'essence existe déjà avant cette époque, mais elle est encore incomplètement élaborée et ne donne, au contact de l'air, qu'une odeur de « vert ».

L'examen d'une section transversale de ce bouton (Pl. VIII, fig. 3), donne l'explication du mode de localisation de l'essence. De chaque côté d'une sorte d'arête dorsale des pétales, ils existe deux sillons profonds, dans lesquels viennent s'enfoncer les bords libres des pétales et des sépales ; de telle sorte que les cellules épidermiques de ces parties

marginales sont tout aussi protégées que celles de la face interne des pièces florales.

Sauf à la base des pétales, la chlorophylle se maintient plus longtemps vers la face externe des pièces florales que vers la partie interne et, au moment que j'ai choisi pour pratiquer la coupe du bouton, il est facile de remarquer la présence du pigment vert du côté externe, excepté dans les parties marginales. Ce qui montre, encore une fois de plus, le rôle de la dégénérescence chlorophyllienne dans la formation de l'essence.

6° Muguet (*Convallaria maialis*).

Tout le monde connaît la corolle gamopétale, en forme de petite clochette blanche, du Muguet. Pour rencontrer le maximum d'odeur dégagée par cette fleur, il faut prendre des échantillons à peine entr'ouverts; les fleurs complètement épanouies ont, en effet, une odeur plus faible.

a. *Fleur en bouton*. — Examinons donc un bouton prêt à s'entr'ouvrir (Pl. VIII, fig. 6). Il présente, sur sa surface, une légère coloration jaunâtre, qui indique une transformation de la chlorophylle.

L'essence, colorée en jaune par les réactifs, s'y montre extrêmement abondante et localisée, de préférence, dans les cellules épidermiques de la *face externe* des pièces florales (Pl. VIII, fig. 5), ce qui constitue une différence de localisation avec les échantillons que nous avons examinés jusqu'ici. En outre de l'essence, on observe également de très belles gouttelettes d'huile fixe, répandues un peu partout dans les tissus. Dans les cellules épidermiques, les gouttelettes d'essence paraissent être superposées à des gouttelettes d'huile fixe. Il n'y a pas de tannin. Dans presque toutes les cellules on trouve des grains d'amidon qui vont disparaître en servant au développement des pièces florales.

b. *Fleur épanouie*. — Le développement de la fleur est très rapide et l'on passe facilement du stade d'un bouton ne renfermant que de la chlorophylle à celui d'un bouton prêt à

s'entr'ouvrir et dans lequel la chlorophylle est déjà jaunie et transformée, pour arriver enfin à la fleur épanouie, complètement débarrassée de tout pigment vert. La transformation s'est effectuée sur place et très rapidement.

En examinant attentivement toutes les circonstances qui président à la formation et à l'élaboration complète de cette essence, on s'explique suffisamment bien pourquoi l'huile essentielle se porte vers la face externe.

Le Muguet fleurit, en effet, au printemps dans les endroits ombragés.

Dans ces conditions, l'intensité de la lumière n'est pas assez forte pour être destructive, mais elle est suffisante pour permettre la formation de la chlorophylle à la périphérie et sa transformation en essence.

D'autre part, il convient de faire intervenir l'abondance des sucs dans la plante et la présence de nombreuses gouttelettes d'huile grasse qui a toujours une tendance à entraîner les composés tannoïdes vers la face externe.

7° Tubéreuse (*Polyanthes tuberosa*).

La Tubéreuse, dit Pierre, est, en quelque sorte, un bouquet à elle seule; elle rappelle ces senteurs délicieuses qu'on respire, vers le soir, dans un parterre émaillé de fleurs; aussi est-elle très recherchée des parfumeurs pour composer des essences agréables.

L'extraction du parfum de la Tubéreuse se pratique en grand dans la Provence, pendant les mois d'été. On emploie la méthode d'enfleurage à froid.

La fleur, longuement tubulée, est composée d'un périanthe à six divisions. Les extrémités distales des divisions externes sont colorées d'une légère teinte rose; les parties internes ne sont pas colorées. La base du tube floral est encore teintée en vert par la chlorophylle.

La localisation de l'essence de Tubéreuse présente la même disposition que dans la fleur du Muguet et elle peut donner lieu à des remarques identiquement semblables.

a. *Fleur épanouie.* — Examinons d'abord un bouton de fleur à peine entr'ouvert.

Les réactifs font apparaître l'essence sous forme de goutteleltes, jaune vert très vif, qui disparaissent au bout de peu de temps.

Dans la partie du périanthe qui correspond au calice, on trouve un peu d'huile essentielle dans les deux épidermes, mais la plus grande quantité apparaît du côté de la face externe ou inférieure.

On aperçoit de l'amidon dans l'endoderme des vaisseaux, mais cette substance disparaît quand la fleur s'épanouit.

Dans toutes les cellules, on distingue des goutteleltes d'huile grasse et des composés tannoïdes; ces produits sont un peu plus abondants au voisinage des vaisseaux, que partout ailleurs. Cette matière grasse est soluble dans l'alcool froid, comme l'huile de Ricin.

La distribution de l'essence est à peu près la même dans les pièces du périanthe correspondant à la corolle (Pl. VIII, fig. 7). On trouve de l'huile essentielle dans les cellules épidermiques des deux faces des pétales, mais cette substance existe en plus grande quantité dans l'épiderme externe. Les gouttes d'huile fixe, d'abord uniformément répandues dans toutes les cellules, se rassemblent peu à peu vers la face externe, entraînant avec elles, les composés tannoïdes qui doivent se transformer en essence.

A la base du tube floral, on voit très nettement des gouttelettes d'essence dans l'assise épidermique externe, et une ou plusieurs rangées de cellules sous-jacentes, renfermant de la chlorophylle.

Il n'y a pas de tannin colorable par le perchlorure de fer, et l'on saisit à peine la transformation, sur place, de la chlorophylle en essence.

Ainsi donc, dans les fleurs de Tubéreuse, par suite de l'abondance de la chlorophylle, répartie au début vers la face externe, et grâce à la présence de l'huile fixe, qui entraîne

doigt de gant très développées, renfermant de l'essence bien formée (Pl. VIII, fig. 9, 10 et 11).

De plus, il y a autant d'essence du côté interne que du côté externe, dans les parties marginales des pièces florales. Ajoutons enfin que l'essence des cellules épidermiques externes prend la teinte jaunâtre trouble, particulière aux essences tannoïdes.

On trouve du pigment coloré dans les cellules sous-épidermiques, surtout du côté externe, et aussi dans un grand nombre de cellules du mésophylle.

La gaine des vaisseaux en est principalement pourvue.

Les tannins sont abondants dans les différentes cellules, principalement dans l'épiderme externe, où ils se trouvent superposés à l'essence. Vers la base de la corolle, l'essence et la chlorophylle se rencontrent, à proximité l'une de l'autre.

Jacinthe violet pâle. — Les fleurs, très grandes, ont l'odeur forte et spéciale qui fait supposer la présence des composés tannoïdes.

Comme d'ordinaire, l'essence se trouve localisée dans l'assise épidermique externe et principalement dans les parties marginales des pétales.

Le pigment occupe la première rangée de cellules sous-épidermiques. C'est un liquide coloré, qui chemine dans la gaine des vaisseaux ; il ne diffuse pas sous l'influence des vapeurs acides.

Dans les sépales, l'essence, mélangée avec une assez grande quantité de tannin, se trouve répartie dans les cellules épidermiques des deux faces.

Certaines cellules contiennent un pigment bleu, solide, et un pigment liquide qui devient rouge par l'acide.

Jacinthe blanche. — L'essence se trouve principalement localisée dans l'épiderme interne et dans les cellules glandulaires, renflées en forme de massue qui existent sur la même face, près de l'extrémité des pétales.

Les cellules épidermiques normales de cette face interne

sont allongées, tabulaires et striées dans différents sens. Ces stries sont dues à un léger dépôt de cire.

La coloration jaune verdâtre ou jaune d'or de l'essence, apparaît tout d'abord sur les deux faces, mais bientôt, le contenu des cellules de la face externe brunit et passe au rouge brun, par suite de la présence des tannins, tandis que la coloration jaune d'or de l'essence se maintient du côté interne. Çà et là, dans le mésophylle, on voit des cellules qui se colorent en rouge par l'acide. Cette coloration, très diffusible, est due à un pigment tannoïde primordial dont il ne reste plus que des traces susceptibles d'être décelées de cette façon.

10° Lilas (*Syringa vulgaris*).

Tout le monde connaît le parfum délicieux exhalé par cet arbuste dont la culture a donné naissance, dans la banlieue parisienne, à une industrie horticole très prospère. Grâce à la pratique du *forçage*, les fleurs de Lilas apparaissent, sur le marché, dès la première saison.

Dans les fleurs de Lilas l'essence se trouve principalement localisée dans les cellules épidermiques de la face interne des pièces florales. Comme pour les Violettes, on peut profiter de la présence du pigment répandu dans les cellules du mésophylle et dissous en partie dans les gouttelettes d'essence, pour obtenir une localisation facile du parfum.

L'odeur du Lilas ordinaire n'est pas sans laisser une impression fugace, plutôt désagréable, et qui paraît due à la présence de ce pigment tannoïde.

L'odeur du Lilas blanc, obtenu par le forçage, est beaucoup plus fine et plus agréable. Dans les fleurs du Lilas blanc, l'essence, surtout abondante, comme d'ordinaire, au moment de l'épanouissement du bouton, se trouve localisée dans les cellules épidermiques de la face interne des pétales.

Les tannins, et les pigments colorés qui en dérivent, n'existent plus. Toutefois, au moment où l'on fait agir les

vapeurs d'acide chlorhydrique, des *chromoleucites* extrêmement petits et invisibles à l'œil, font revivre la coloration violette, ce qui prouve que dans l'opération du forçage, ceux-ci n'ont pas été détruits.

On sait que pour pratiquer le forçage du Lilas, on expose le Lilas ordinaire, généralement le Lilas de Marly, dans des serres maintenues à une température supérieure à 20°, en ayant soin de maintenir les plantes en expérience, non pas à l'obscurité, comme on l'a prétendu, mais à une demi-obscurité. Il résulte en effet des expériences de M. Lavallée et de M. Duchartre, que ce sont là les meilleures conditions de réussite. Le Lilas, ainsi forcé, développe sa corolle en un très court espace de temps. Ces conditions ne peuvent pas être nuisibles au développement de l'essence, puisqu'elle résulte d'une transformation rapide du pigment chlorophyllien. Mais il n'en est plus de même pour les pigments qui ont besoin de beaucoup plus de temps et d'une longue exposition à la lumière, pour se développer.

On s'explique donc comment le Lilas blanc, débarrassé, par la pratique du forçage, de toutes les essences plus ou moins tannoïdes, qui se mélangent à l'essence véritable, dans le Lilas violet ordinaire, présente une odeur moins pénétrante, mais beaucoup plus fine et plus agréable.

11° SUREAU (*Sambucus nigra*).

En parfumerie on n'utilise guère l'odeur qui se dégage de la fleur de Sureau. Tout au plus distille-t-on des fleurs dans le but d'obtenir l'eau de Sureau, qui reçoit différentes applications, soit dans la fabrication de quelques cosmétiques, soit dans la préparation de certains produits pharmaceutiques.

Par son odeur forte, désagréable même, le Sureau rentre dans la catégorie des plantes à odeur tannoïde. En effet, les réactifs colorent l'essence en jaune verdâtre, brunissant fortement, caractère d'un mélange avec une assez grande proportion de composés tannoïdes. L'essence de Sureau appa-

raît en gouttelettes bien individualisées, très abondantes dans les fleurs fraîchement épanouies, et localisées dans les cellules épidermiques des deux faces des pétales. On peut ajouter que la plus grande quantité d'essence se trouve dans l'épiderme externe.

12° ACACIA (*Robinia Pseudo-Acacia*).

L'odeur qui s'exhale des fleurs d'Acacia rappelle celle de la fleur d'Oranger. Ici, la fleur est irrégulière et il est intéressant de connaître le mode de localisation de l'essence.

L'étendard est large et mince. Dans sa partie centrale, la chlorophylle forme des amas séparés par les vaisseaux. Les épidermes interne et externe, de cette partie centrale, renferment peu d'essence. Mais, dans les parties latérales moyennes et dans les parties marginales il y en a davantage. Cette essence apparaît sous forme de gouttelettes jaune d'or, bien arrondies et à bord très nettement dessiné.

La nature de l'essence n'est pas la même, suivant que l'on considère celle qui se forme dans l'épiderme interne ou dans l'épiderme externe de l'étendard : celle qui se produit du côté externe contient davantage de composés tannoïdes.

Les autres pièces florales ne renferment que très peu d'essence, et l'on peut dire que toute l'odeur exhalée par la fleur provient de l'essence de l'étendard. Là, d'ailleurs, comme dans la plus grande majorité des cas, le parfum n'est pas simple et il résulte de l'action combinée de deux sortes d'essences.

13° SERINGA (*Philadelphus coronarius*).

Le Seringa des jardins produit une odeur qui ressemble encore beaucoup à la fleur d'Oranger.

La localisation de l'essence est difficile à faire à l'aide des réactifs, car il ne se forme pas de gouttelettes. Les vapeurs d'acide chlorhydrique ne produisent, en effet, dans les deux épidermes, qu'une coloration verdâtre. Dans les

cellules de mésophylle, on trouve d'abondantes gouttelettes d'huile grasse.

14° Ailante (*Ailantus glandulosus*).

J'ai fait remarquer, à plusieurs reprises, que les fleurs ou les parties de fleurs, qui exhalaient une odeur très forte, mais nullement agréable, renfermaient des essences tannoïdes. La fleur de l'Ailante nous permet de faire la même observation, mais portée, pour ainsi dire, jusqu'à l'exagération. Les fleurs de cet arbre répandent une odeur très forte, capable même d'indisposer certaines personnes, et si l'on fait agir les réactifs habituels, on n'obtient pas de localisation ; mais toute la préparation, et en particulier les cellules épidermiques, se colorent de la teinte des tannoïdes. La coloration est, d'ailleurs, très fugace, et elle disparaît, comme celle d'une essence ordinaire, au bout de peu de temps.

Ainsi donc, dans ces fleurs, il n'y a pas eu localisation de l'essence et la transformation des composés tannoïdes n'a pas été poussée très loin. On ne trouve plus trace de la chlorophylle préalablement existante. Les vapeurs d'acide laissent, après un certain temps, une coloration brunâtre ou violacée dans les cellules.

15° Hablitzia tamnoides.

Cette plante grimpante produit de longues grappes de fleurs, de coloration jaune verdâtre, qui répandent à peu près la même odeur que les fleurs de l'Ailante, mais elle est moins forte.

Comme dans le cas précédent, il n'y a pas de localisation de l'essence dans des cellules spéciales : les grains de chlorophylle produisent, sur place, des gouttelettes huileuses qui dégagent un parfum,

Donc, et d'une manière générale, la transformation de l'essence est ici beaucoup moins avancée dans les fleurs d'*Hablitzia tamnoides*, que dans l'Ailante, et l'on saisit plus facilement le mécanisme de la transformation. Le second

cas donne l'explication du premier, et permet de faire rentrer dans la loi générale, ces exemples de fleurs dans lesquelles la localisation ne s'est pas produite.

16° Chèvrefeuille (*Lonicera caprifolium*).

Le Chèvrefeuille produit des fleurs à corolle bilabiée qui répandent une odeur délicieuse. L'une des lèvres de la corolle est étroite et correspond à un seul pétale ; l'autre, plus large et dentée, représente quatre pétales soudés. Cette corolle est pourvue d'un long tube.

L'essence est à peu près totalement localisée sur la face externe de la lèvre la plus large. De ce côté, en effet, on trouve deux sortes de poils renfermant de l'essence : les uns, en forme de stylets aigus, sont assez nombreux ; les autres, composés de deux articles, sont terminés par une sphère renflée, dans laquelle on trouve de l'oléo-résine. L'article sous-jacent renferme de l'essence. L'épiderme externe, lui-même, contient un peu de produit odorant dans ses cellules, mais il est mélangé de composés tannoïdes.

La face interne de la même pièce florale est recouverte de cire, ce qui nuit certainement à la formation de l'essence de ce côté. Toutefois, il existe quelques gouttelettes d'essence dans les cellules épidermiques de cette face interne.

La lèvre étroite de la corolle ne contient que quelques traces d'essence dans les poils de la face externe.

17° Orchidées.

On peut retrouver dans une même famille, celle des Orchidées, les particularités les plus importantes, relatives à la distribution du parfum dans les fleurs, que nous avons rencontrées, jusqu'ici, sur des échantillons appartenant à des familles très différentes.

Les Orchidées (1) sont, comme on le sait, des plantes très odorantes. Les parfums les plus exquis, comme les odeurs les

(1) E. Mesnard, *Sur le Parfum des Orchidées*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 6 mai 1893.

plus désagréables, peuvent se rencontrer dans des espèces quelquefois très voisines. Quelque-unes imitent, avec une très grande perfection, les parfums bien connus de la Rose, du Jasmin, de la Violette, de la Cannelle, etc. ; d'autres ont une odeur beaucoup plus spéciale, généralement agréable, mais qu'il est plus difficile de définir (1). On a plusieurs fois cherché à faire un classement parmi ces odeurs, afin de pouvoir les comparer ; mais toutes les tentatives qui ont été faites dans ce sens ont échoué, par suite de l'impossibilité où l'on se trouve d'avoir des échantillons en quelque sorte comparables à eux-mêmes. Une même fleur d'Orchidée dégage, en effet, des odeurs sensiblement différentes, suivant qu'on l'observe le matin ou le soir, qu'elle est exposée au soleil ou à l'ombre, ou bien encore qu'elle a été cueillie fraîchement épanouie ou déjà passée. On a même pu observer une périodicité très remarquable dans le dégagement du parfum de certaines Orchidées. Mais ce phénomène n'a pas encore été expliqué.

Il était donc intéressant de savoir si l'étude de la localisation des huiles essentielles dans les fleurs d'Orchidées était susceptible d'expliquer ces faits de dégagement périodique du parfum.

J'emprunte à M. Lucien Linden (2), Directeur des Serres d'Acclimatation du Parc Léopold, à Bruxelles, des renseignements sur les grandes catégories que l'on peut se proposer de faire dans cette famille, en les rapprochant des espèces exhalant un parfum connu.

Beaucoup d'Orchidées exhalent le parfum de la Rose : *Odontoglossum Rozeli*, *Trichopilia suavis*, *Lælia elegans*, *Cattleya Warocqueana*, etc. D'autres ont une odeur de fruit mûr : *Cœlogyne pandurata*, *Bifrenaria Harrisoniæ*, etc.

L'odeur d'Aubépine est assez fréquente : *Cattleya aurea*,

(1) Ces rapprochements avec des odeurs connues ne sont qu'approximatifs. Je considère que ce que l'on perçoit, avant tout, lorsqu'on examine ces plantes, c'est l'odeur d'Orchidée.

(2) *Journal des Orchidées*, 15 mars 1892, et Lettres particulières.

C. gigas, *C. speciosissima*, *Odontoglossum odoratum*, *Sanderianum prestans*, *S. madrense*, *Trichosoma suavis*, *Maxillaria picta*, *M. Turni*.

L'odeur de Jasmin et celle du Muguet apparaissent dans un certain nombre d'espèces : *Cœlogyne cristata alba*, *Maxillaria punctata*, *Oncidium maculatum*, *Angræcum carinatum*, *Epidendrum criniferum*, *E. fragrans*, etc.

Les *Vanda tricolor* et *suavis*, le *Phalænopsis Luddemanniana*, l'*Oncidium Ornithorynchum* sentent la Vanille ; le *Dendrobium splendidissimum*, l'*Epidendrum varicosum* ont le parfum de la Violette ; le *Mormodes Rolfeanum* et plusieurs *Zygopetalum* sentent l'Anis ; l'*Aerides Rohanianum*, plusieurs *Odontoglossum*, la Cannelle ; le *Sobralia dichotoma*, la Giroflée ; le *Maxillaria venusta*, le Coriandre ; le *Cattleya citrina* a une fine odeur de Citron.

Beaucoup d'autres sont odorantes, mais le parfum est plus difficile à définir. On peut citer les *Stanhopea*, les *Anguloa*, le *Rodriguezia fragrans*, l'*Odontoglossum pulchellum*, etc.

Le *Dendrobium superbium* sent la Rhubarbe, le *Stanhopea graveolens* possède un parfum extrêmement violent qui ne peut être enlevé des doigts, lorsque ceux-ci ont touché les fleurs, qu'à l'aide d'un lavage au savon. Le *Bolbophyllum Beccarei* a une odeur véritablement affreuse.

La difficulté que l'on éprouve à définir un parfum, est encore plus grande lorsqu'il s'agit d'une espèce dont l'odeur change périodiquement, ou diffère avec les heures de la journée.

En voici quelques exemples :

Le *Lælia elegans* a une odeur de Tubéreuse le matin, de Gardenia le soir ;

Le *Cypripedium Schlimi*, de Primevère le matin, de Violette le soir.

Le *Dendrochilum glumaceum*, d'Héliotrope le matin, de Lilas le soir.

Le *Phalænopsis Schilleriana*, de Muguet le matin, de Rose le soir.

Le *Pilumna fragrans*, de Vanille le matin, de Narcisse le soir.

Le *Vanda gigantea*, de Cuir de Russie le matin, d'Iris le soir.

Généralement l'odeur est plus forte le matin que le soir; d'autres ne sont guère odorantes que le matin seulement.

Citons : le *Cattleya Trianæ*, l'odeur de la Vanille ; l'*Epidendrum anisatum*, l'Anis ; le *Lælia anceps*, la Primevère; l'*Odontoglossum pulchellum*, la Vanille ; l'*Odontoglossum cristatum*, la Reine des prés ; *Odontoglossum angustatum*, le Lilas, etc.

Le *Vanda tricolor* a l'odeur plus forte le matin que le soir. Il en est d'autres dont l'odeur est définie de plusieurs façons par les observateurs. On connaît aussi des fleurs d'Orchidées dont le parfum ne se produit qu'à certains moments : l'*Angræcum sesquipedale*, l'*Epidendrum nocturnum*, etc., n'émettent du parfum que la nuit.

J'ai étudié la localisation du parfum dans quelques échantillons pris au hasard.

Mormodes punctatum. — Cette espèce d'Orchidée donne une odeur indéfinissable qui rappelle le Cumin.

Le labelle charnu et recourbé en forme de conque a une coloration jaune plus clair avec de petits anneaux marron. Les sépales et les autres pétales ont une couleur jaune soufre avec des points marron foncé, très nombreux.

a. Sépales. — Dans les cellules de l'épiderme des sépales, on trouve un pigment liquide violet ou bleu pâle qui remplit les cellules (Pl. VIII, fig. 12).

Des chromoleucites rouge vif forment des masses irrégulières qui, dans beaucoup de cellules, ont cependant l'aspect huileux. En se surajoutant au pigment bleu, ils donnent le pigment violet.

Sous l'influence de l'acéto-tungstate de soude, le pigment rouge, seul, persiste ; le reste disparaît. Les pigments de l'épiderme interne sont moins nombreux. Dans toutes les

noïde, comme on peut s'en rendre compte, avec le réactif de Bræmer.

Au bout d'un certain temps d'exposition aux vapeurs d'acide chlorhydrique, on trouve, dans toutes les cellules du labelle, des gouttelettes d'huile grasse ou peut-être d'un acide gras, voisin de l'acide myristique (?). Ces gouttelettes sont plus abondantes vers la face externe.

Le gynostème ne renferme pas d'essence ; il est totalement recouvert, sur la face interne et concave, d'un revêtement de cire.

d. Fleur en bouton. — Avant l'épanouissement complet du bouton, la partie centrale de la face externe des pétales est à découvert, tandis que les marges latérales sont protégées par les sépales ; le labelle n'est lui-même recouvert que sur ses bords par les autres pièces florales. Or, il est intéressant de constater que c'est dans les parties cachées, protégées contre l'action de l'air et de la lumière, pendant toute la durée du développement du bouton, que l'essence se trouve d'ordinaire localisée (Pl. VIII, fig. 13). Les pigments se développent, au contraire, plus facilement dans les parties exposées à l'air.

Lorsque la fleur est ouverte, l'essence disparaît peu à peu ou plutôt elle laisse, dans les cellules, de petits amas résinoïdes que l'on confond aisément avec des pigments.

Mormodes Rolfeanum. — Odeur d'Anis ou de Cumin. Fleurs rouge brun, avec un peu de violet, très vif, dans le labelle.

Les dimensions assez considérables du bouton de cette fleur, permettent de faire des observations identiquement semblables à celles qui nous ont été fournies par l'examen d'un bouton de *Mormodes punctatum*.

Ici, le labelle est à peu près inodore. L'essence existe, en petite quantité, dans les cellules épidermiques de la face externe, mais seulement dans les parties cachées. Cette essence disparaît vite sous l'influence du réactif pour laisser

la place à des gouttelettes d'huile grasse, venues de la profondeur et qui lui servent de substratum.

Toutes les cellules du mésophylle renferment de semblables gouttelettes d'huile grasse, mais il y en a moins vers la face interne, car, suivant une remarque déjà indiquée précédemment, l'huile se porte toujours vers la face externe des organes.

Le gynostème est contourné d'une façon bizarre. Sur sa face interne, qui est concave, il y a un dépôt de cire abondant. Sur le dos de la courbure, on observe quelques cellules pourvues d'essence et de pigment.

A l'extrémité de la partie concave, il existe un amas nectarifère. L'étude de cette région est assez curieuse. On observe, du côté interne, une sorte de frange de longues cellules cylindriques, entièrement remplies de granulations de cire affectant une disposition en files parallèles. La liqueur de Fehling est réduite dans toute l'étendue de cette frange, ce qui prouve l'existence d'un sucre réducteur.

Si l'on traite par l'acide chlorhydrique, les granulations disparaissent et il reste des gouttelettes huileuses, d'acide myristique (?). Mais, fait remarquable, nous voyons également des gouttelettes d'huile essentielle se rapprocher de plus en plus nombreuses de la base de cette frange nectarifère, comme s'il y avait là, absorption de l'essence par le corps gras (Pl. VIII, fig. 16).

L'essence de *Mormodes Rolfeanum* se trouve localisée principalement dans les cellules épidermiques des sépales et des pétales.

Dans les sépales, les cellules à essence renferment plus de produits odorants, sur la face externe que sur la face interne, et cela, pour les deux raisons que j'ai déjà signalées : la présence de la chlorophylle que l'on trouve en amas, autour des vaisseaux et dans toutes les travées du mésophylle, et celle de l'huile grasse, qui se porte vers la face externe.

Dans les pétales proprement dits, il y a également de l'essence sur les deux faces, mais on n'en peut voir que des

quantités insignifiantes dans les cellules épidermiques du milieu de la face externe : cette partie étant exposée à la lumière et à l'air dans le bouton. Il n'en est pas de même des parties marginales de la même face externe qui se trouvent recouvertes, dans le bouton, par les sépales. C'est là, en effet (Pl. VIII, fig. 15), que se trouve la plus grande partie de l'essence que produit la fleur.

Odontoglossum Boddaertianum. — Odeur extrêmement forte et pénétrante, difficile à définir. Cette fleur est beaucoup moins grande que les précédentes. Les sépales et les pétales proprement dits ont une couleur jaune soufre, avec des taches marron. Le labelle, un peu plus blanc, possède une seule tache violette.

L'essence est à peu près exclusivement localisée dans les sépales et les pétales. Les cellules épidermiques de la face interne des pétales sont un peu plus développées dans les parties marginales que dans le milieu, et elles renferment de belles gouttelettes d'essence jaune d'or, devenant vertes par les vapeurs acides (Pl. VIII, fig. 17).

Les sépales présentent la même disposition, mais ils ne renferment que très peu d'essence.

Odontoglossum odoratum. — Les fleurs ont une couleur jaune soufre avec des taches marron foncé. Elles exhalent une odeur d'Aubépine très prononcée. Le labelle n'offre rien de particulier. L'essence apparaît, localisée en gouttelettes vertes dans les cellules de l'épiderme interne ainsi que dans les cellules épidermiques marginales de la face externe des autres pétales et des sépales.

Le gynostème, relativement très développé dans cette espèce, présente des cellules à essence sur toute sa partie dorsale.

Odontoglossum Rossi. — Le labelle est blanc. Les autres pétales et les sépales sont également blancs avec des taches

violettes. Cette espèce n'est pas odorante et il était intéressant de l'examiner, en employant les mêmes méthodes, de façon à fournir une preuve, en quelque sorte négative, de la valeur des réactifs.

La face interne des sépales et des pétales est pourvue de cellules épidermiques très développées, surtout du côté interne. En se rapprochant des bords, les cellules augmentent de dimensions et elles sont les mêmes du côté interne que du côté externe. Mais ces cellules ne renferment rien, sauf quelques pigments violacés, situés à leur base au niveau des taches (Pl. VIII, fig. 18 et 19). Les cellules du labelle n'en contiennent pas davantage.

Par cet exemple, on voit très bien qu'il n'y a pas d'odeur exhalée par une fleur, si cette fleur ne renferme pas, dans ses cellules, un peu d'huile essentielle.

Saccolabium giganteum. — Cette fleur dégage une odeur pénétrante qui s'affaiblit rapidement, lorsque la corolle est entièrement épanouie. Les pièces florales sont blanches avec quelques taches violettes. On rencontre quelques gouttelettes d'un jaune vert dans l'épiderme interne des sépales et des pétales, mais la plus grande quantité d'essence appartient au labelle. L'essence se superpose aux pigments dans la plus grande partie des cellules. Toutefois, dans certains amas situés dans la partie médiane du labelle, on distingue séparément l'essence et le pigment.

Oncidium Cavendishianum. — On considère cette fleur comme étant inodore. Toutefois, avec un peu d'attention, on perçoit facilement une légère odeur.

J'ai pu constater, en effet, qu'il y avait quelques gouttes d'essence, dans les cellules épidermiques marginales des pétales, principalement du côté interne.

Dendrobium superbiens. — On considère aussi cette Orchidée comme inodore. Toutefois, elle répand une odeur

faible et peu agréable. Les pièces florales sont molles et flexibles. Elles ont une couleur rouge lie de vin, avec une étroite bordure blanche, sur les bords.

Les réactifs accusent la présence de gouttelettes assez abondantes qui se colorent en rouge vif dans les cellules épidermiques externes et internes des sépales et des pétales. Ces gouttelettes ne renferment guère que du pigment dans les sépales, mais il est possible de mettre en évidence de belles gouttelettes jaune d'or, sur la face interne des pétales. Le piment se localise alors de préférence dans la seconde rangée de cellules.

Le labelle présente une essence réellement abondante, localisée dans les cellules épidermiques externes.

En somme, cette fleur, tout en possédant une quantité d'essence très notable, n'exhale qu'une odeur faible, ce qui porte à croire que cette substance est elle-même très peu odorante.

Lælia anceps. — Les sépales et les pétales proprement dits de cette fleur ont une couleur purpurine un peu verdâtre à la base. Le labelle est lui-même purpurin avec des raies marron foncé. Sa nervure médiane est une sorte de baguette jaune d'or très luisante. Le pédoncule de la fleur est recouvert d'une épaisse couche de cire qui s'étend également sur presque toute la face externe des sépales et des pétales.

On trouve un peu d'essence dans les cellules épidermiques, allongées en doigt de gant, qui tapissent la face interne des pétales. L'essence se montre indépendante du pigment, localisé lui-même à la base de ces cellules spéciales.

La couche de cire qui recouvre la baguette médiane du labelle s'étend un peu à droite et à gauche sur le limbe et empêche toute localisation de l'essence. Celle-ci, au contraire, se trouve principalement dans les cellules épidermiques de la face externe. Toutefois, dans les parties marginales de la face interne qui ne sont pas recouvertes par la cire, les cellules à essence se développent et sont bien rem-

plies. Le pigment rouge vif, qui diffuse dans toute la préparation, se dissout dans l'essence et contribue à la rendre très visible.

Le gynostème est fortement recouvert de cire et ne produit pas d'essence. On voit donc, par l'étude de cette fleur, que le revêtement cireux semble s'opposer, dans certains cas, au développement des cellules épidermiques dans lesquelles s'accumule le parfum.

Zygopetalum Mackayi. — Le labelle est grisâtre avec des stries violettes ou noirâtres. Les autres pétales et les sépales ont une coloration générale verte avec des taches marron foncé. La fleur répand une odeur d'œillet, peu accentuée. L'essence ne paraît exister que dans les pétales et les sépales et dans le gynostème. On n'en trouve pas dans le labelle. La face interne des pétales est recouverte de prolongements épidermiques digitiformes dans lesquels on aperçoit un peu d'essence et un chromoleucite rouge très net. Sur le dos du gynostème, on trouve des cellules papilliformes, renfermant quelques amas de pigment violet et un peu d'essence.

Vanda tricolor. — Le labelle de cette fleur possède une partie élargie purpurine. Les autres pétales et les sépales ont une coloration jaune soufre avec des taches marron foncé sur la face interne; ils sont incolores sur l'autre face.

Cette espèce exhale une odeur de Giroflée, plus forte le matin que le soir. Si l'on examine une coupe de pétale, on observe tout d'abord des gouttelettes huileuses, de coloration rose, réparties *sur plusieurs rangées en profondeur*. De plus, il existe des granulations jaunâtres dans un grand nombre des mêmes cellules. Les cellules colorées en rose contiennent une essence et un pigment surajouté. On observe encore des gouttelettes, réparties sur plusieurs rangées, dans le gynostème et dans le labelle.

Vanda suavis. — Cette espèce fournit encore un des rares exemples de fleurs possédant de l'essence dans plu-

sieurs rangées de cellules. D'ordinaire, comme on l'a vu, l'essence se maintient dans la seule rangée des cellules épidermiques. Ici, non seulement l'essence envahit plusieurs épaisseurs de cellules des pétales ou des sépales, mais il y a, de plus, une tendance à la formation de véritables amas odorants (Pl. VIII, fig. 20). Le *Vanda suavis* répand une odeur extrêmement douce et pénétrante de Giroflée.

Dans le labelle, on aperçoit, çà et là, un assez grand nombre de très grandes et très belles gouttelettes huileuses, dont la plupart sont colorées par le pigment violet. Tous ces globules ne sont évidemment pas de l'essence, mais ceux qui se rapprochent de la périphérie peuvent en contenir. Ils donnent, en effet, la coloration jaune verdâtre avec les réactifs, et l'on peut dire que, si cette essence était moins aqueuse, le labelle pourrait dégager de l'odeur.

En faisant sécher doucement le labelle, complètement détaché de la fleur, on ne tarde pas à percevoir une odeur forte.

En résumé, à la suite des observations faites par les auteurs sur la périodicité du dégagement de parfum par les fleurs d'Orchidées, on aurait pu croire que ces fleurs n'obéissaient point aux lois générales de la localisation du parfum, ou, tout au moins, fallait-il s'attendre à des exceptions remarquables. Il n'en est rien. Certes, les Orchidées présentent sous l'objectif du microscope des caractères spéciaux; leurs fleurs sont plus irrégulières, leurs pigments plus bizarrement distribués, mais, lorsqu'on s'en tient à l'observation des fleurs se rapprochant autant que possible d'un type régulier, on retrouve des lois biologiques qui semblent régler la distribution de l'essence dans les tissus de toutes les fleurs.

Quelle est la nature du produit odorant ? Les données chimiques nous font défaut sur ce point. On remarquera que les composés tannoïdes sont parfois très peu apparents dans la fleur, ce qui fait croire à une origine plus lointaine des

produits odorants. Et, comme il existe pour chaque espèce odorante, un suc cellulaire abondant souvent accompagné de gouttelettes d'huile grasse, j'estime alors que la périodicité que l'on a constatée, dans l'exhalation du parfum, chez certaines Orchidées, et qui se réduit le plus souvent à une simple augmentation d'intensité vers le matin, dépend, en grande partie, sinon en totalité, de la variation de quantité des sucs entraînant des produits odorants dans la fleur.

18° Oranger (*Citrus Aurantium*).

Comme le Jasmin et la Tubéreuse, le Néroli ou fleur d'Oranger est la fleur par excellence pour la parfumerie.

Les parfumeurs retirent de la fleur d'Oranger deux odeurs distinctes qui varient suivant les moyens d'extraction que l'on emploie. « Cette différence de parfum, dit Piesse (1), est un grand avantage pour le parfumeur, et c'est en même temps un fait curieux et digne des recherches du chimiste. D'ailleurs, cette propriété n'est pas particulière à la fleur de l'Oranger ; elle appartient à plusieurs autres, spécialement à la Rose et probablement à toutes les fleurs. »

L'explication de ces faits est facile à donner, lorsque l'on connaît le mode de localisation des essences de la fleur.

En soumettant les fleurs, soit au procédé par enfleurage, soit à celui de la macération, on obtient une pommade à la fleur d'Oranger qui, traitée ensuite par l'alcool rectifié, abandonne son parfum et fournit un *extrait* dont l'odeur se rapproche tout à fait de celle de la fleur. Si l'on emploie, au contraire, le procédé de la distillation avec de l'eau, on obtient, comme résidu de l'opération, l'*essence de Néroli*. Le *Citrus bigaradia* fournit l'essence la plus estimée.

Le parfum exhalé par l'essence de Néroli n'a pas la finesse de celui que donne l'extrait.

L'Oranger fournit encore une autre essence de qualité bien inférieure, le *Néroli petit grain*. On l'obtient par la distilla-

(1) Piesse, *Chimie et industrie des Parfums.*

tion des feuilles et des fruits verts des différentes espèces de *Citrus*.

Les fruits, parvenus à maturité, peuvent à leur tour donner un principe odorant, que l'on obtient en frottant l'écorce de l'orange dans un récipient garni de pointes, nommé *écuelle*. L'essence obtenue de cette façon est communément appelée *essence de Portugal*.

a. *Fleur épanouie*. — On distingue facilement dans l'épaisseur des tissus d'un pétale de fleur fraîchement épanouie, un certain nombre de cavités, plus ou moins remplies d'essence, et placées presque au contact de l'épiderme de la face externe. Ce sont les *poches sécrétrices*. On les aperçoit, comme des outres gonflées d'essence, lorsqu'on observe, par transparence, un pétale de fleur d'Oranger. Des cavités semblables existent dans les feuilles et dans l'écorce de l'Oranger. Il s'en forme également de très nombreuses dans l'écorce du fruit.

Jusqu'ici on a pensé que tout le parfum du Néroli était renfermé dans ces poches sécrétrices.

Ces poches résultent, comme l'a montré Mlle Leblois (1), du cloisonnement des cellules initiales dont les cellules filles s'écartent les unes des autres, de façon à laisser au centre un méat intercellulaire, qui recueille l'huile formée par les cellules placées en bordure. Les cellules qui entourent cette poche s'aplatissent davantage en s'allongeant dans le sens tangentiel, de façon à augmenter le volume du méat. La formation de cet appareil sécréteur est très précoce.

Mlle Leblois ne s'est préoccupée que des poches sécrétrices, formées dans les feuilles et dans l'écorce. J'ai pu m'assurer que le mode de formation des poches sécrétrices était le même dans les pièces florales. M. Martinet a étudié le mode de formation des poches sécrétrices de l'écorce des fruits.

Sous l'influence des réactifs, la coupe d'un pétale

(1) Mlle A. Leblois, *Recherches sur l'origine et le développement des Canaux sécréteurs et des Poches sécrétrices*. (An. sc. nat., 1888.)

(Pl. IX, fig. 1) se colore en jaune vert très foncé, dans les poches sécrétrices. Cette coloration augmente beaucoup d'intensité et prend l'aspect rougeâtre, particulier aux essences qui renferment beaucoup de tannin. D'ailleurs, le perchlorure de fer et le bichromate de potassium colorent assez fortement le contenu de ces poches. Çà et là, dans les poches sécrétrices, on aperçoit des globules d'huile grasse. Des réactions presque identiques se produisent dans la double rangée de cellules qui recouvrent le pétale sur sa face externe.

Un grand nombre de cellules du mésophylle se colorent en même temps; la teinte jaunâtre trouble qu'elles prennent tout d'abord se transforme ensuite en une teinte rougeâtre violacée, due à un tannin particulier que l'on peut retrouver dans toutes les parties de l'arbre.

Enfin, les cellules épidermiques papilliformes de la face interne prennent à leur tour la coloration jaune d'or très nette qui sert dans presque tous les cas à caractériser une essence suffisamment élaborée, c'est-à-dire un peu près complètement débarrassée des produits tannoïdes.

b. *Fleur en bouton.* — Avant l'épanouissement de la fleur, les poches sécrétrices sont déjà remplies d'un produit odorant, mais l'essence qui doit se déposer dans les cellules périphériques, n'est pour ainsi dire pas encore nettement individualisée.

Lorsque le bouton est très petit, l'essence des poches sécrétrices est la seule formée et elle se colore en jaune d'or (Pl. IX, fig. 2). Toutes les autres cellules ne renferment encore qu'un composé tannoïde qui brunit par le bichromate de potassium et prend une teinte rouge acajou par les vapeurs d'acide chlorhydrique. Ce produit n'existe que dans les parties où se trouve de la chlorophylle.

Ici la transformation de la chlorophylle en composés tannoïdes et en essence n'est pas facile à saisir, et il est probable que la plus grande quantité de tannin qui apparaît dans la fleur de l'Oranger, provient de composés tannoïdes, ayant effectué un cheminement plus lointain.

c. *Filet de l'étamine.* — Une coupe d'un filet de l'étamine, traitée par les réactifs, prend une belle coloration rouge éosine très diffusible. Des gouttelettes d'essence existent dans les cellules épidermiques des deux faces des filets qui sont, comme on le sait, très fortement aplatis. L'essence de ces régions est très mélangée de tannin.

La fleur d'Oranger contient donc :

1° Essence des poches sécrétrices ;

2° Essence fortement tannoïde des cellules épidermiques de la face externe des pétales ;

3° Essence de l'épiderme de la face interne des pétales ;

4° Essence fortement tannoïde, contenue dans les filets des étamines.

Expériences.— L'odeur qui se dégage de la fleur d'Oranger provient-elle du mélange des odeurs, produites par les différentes essences, ou bien cette odeur est-elle due à une seule essence prédominante ? Il a été facile de trancher la question par l'expérience.

1° Des étamines, préalablement séparées du reste de la fleur et réunies en un petit amas, n'ont dégagé qu'une odeur très faible. Les fleurs, qui avaient été mutilées, avaient conservé leur odeur à peu près intacte.

2° A l'aide d'une lancette stérilisée, j'ai perforé toutes les poches sécrétrices que j'apercevais sur des boutons, déjà très développés. Au bout de quelques jours, ces boutons se sont épanouis, exhalant, comme les autres, leur merveilleux parfum. L'essence renfermée dans les poches sécrétrices ne produit donc pas, comme on le croyait jusqu'ici, le véritable parfum de la fleur d'Oranger.

3° Des fleurs, dont les poches avaient été détruites, au préalable, et parvenues à leur complet épanouissement, ont été ensuite recouvertes par du lait concentré, substance sensiblement inodore, qui n'altère pas la fleur, et empêche cependant toute communication de l'essence avec l'atmosphère environnante.

Ces fleurs n'exhalaient plus aucune odeur et pourtant l'es-

sence n'était pas altérée, car il suffisait de les laver avec un peu d'eau pour que le parfum se fasse sentir à nouveau.

En ne recouvrant que la surface interne, j'ai obtenu une odeur forte, mais plutôt désagréable, produite par l'essence contenue dans l'épiderme externe.

En ne recouvrant, au contraire, que l'épiderme externe, la fleur a continué à dégager une délicieuse odeur de Néroli, mais un peu plus faible, que celle dégagée par la fleur intacte.

Ces expériences prouvent donc que le parfum de la fleur d'Oranger est dû au dégagement simultané de deux odeurs dominantes provenant des épidermes des deux faces des pétales.

Nota. — Lorsqu'on déchire, avec la lancette, les poches sécrétrices d'un bouton encore très jeune, on perçoit nettement une odeur de Citron. L'essence n'est alors qu'un carbure simple. Mais si l'on recommence cette opération sur une fleur épanouie, et convenablement recouverte de lait concentré, l'odeur qui se dégage est différente, et rappelle celle de l'écorce d'orange ou essence de Portugal. On détermine, de cette façon, les deux termes extrêmes de la série des transformations successives, que subit l'essence renfermée dans les poches sécrétrices.

Ces observations expliquent les différents résultats que l'on obtient, dans la pratique, suivant que l'on emploie l'un ou l'autre des procédés d'extraction.

Si l'on traite les fleurs par l'enfleurage, on obtient un excellent produit, car l'on n'extrait de la fleur que les essences superficielles, celles qui sont le mieux élaborées et dégagent le parfum le plus fin.

Si l'on distille, au contraire, on obtient un produit fortement mélangé, de carbures inférieurs et de composés plus ou moins tannoïdes. Il est cependant bon d'ajouter que la distillation d'une essence, au contact de la vapeur d'eau, altère déjà la finesse de son parfum.

Écorce d'orange. — L'écorce d'orange, parvenue à maturité, fournit l'*essence de Portugal.* Quand les fruits sont

jeunes, on sait qu'ils produisent une essence différente, l'*essence de petit grain*. Ces deux essences s'élaborent dans les mêmes poches sécrétrices, mais elles se remplacent l'une l'autre.

L'écorce d'une toute jeune Orange, de 8 à 10 millimètres de diamètre par exemple, présente un grand nombre de poches sécrétrices, semées, çà et là, dans toute son épaisseur. Une portion de ce tissu est remplie de chlorophylle. L'essence commence déjà à s'accumuler dans les poches, mais elle est fortement mélangée de tannin, colorable en vert foncé par le perchlorure de fer (Pl. IX, fig. 3).

Quand le fruit s'accroît en diamètre, il ne se forme pas de nouvelles poches sécrétrices, mais celles-ci se trouvent, en quelque sorte, rejetées vers la périphérie de l'écorce où elles viennent toutes affleurer.

Dans une Orange plus âgée, de 4 millimètres de diamètre par exemple, la chlorophylle est davantage localisée près de la surface. Les poches, qui existent dans cette zone, sont largement ouvertes, et renferment une essence colorable en jaune d'or dégageant une odeur faible de Citron.

Le tannin, moins abondant à la périphérie que précédemment, est surtout répandu dans le mésocarpe, où il se localise dans des cellules spéciales qui avoisinent la gaine des vaisseaux. Ce tannin, qui a l'aspect huileux et ressemble à une essence, n'est pas formé sur place et provient d'un cheminement lointain.

Au stade que je considère, il suffit de froisser l'écorce du fruit pour mettre l'essence en contact avec l'air, et percevoir immédiatement une odeur de Citron. C'est également cette odeur que l'on perçoit, comme je viens de le dire, lorsque l'on perce, avec une aiguille à dissection, les poches d'un bouton de Néroli.

Il se forme donc d'abord un carbure simple, produit aux dépens du protoplasma chlorophyllien, puis, l'oxygène intervenant, on passe à une essence dont l'odeur est un peu différente et rappelle celle du Citron. Enfin, quand l'orange

jaunit, l'oxygénation des produits étant devenue plus complète, on commence à percevoir l'odeur de l'essence de Portugal.

Par ces simples remarques, on voit combien il est difficile de définir les parfums formés dans une même partie de plante, puisque celle-ci, parvenue à des états de développement différents, élabore des produits dont les propriétés sont complètement distinctes.

Et si, d'une manière générale, l'odeur d'une fleur paraît être toujours la même, cela est dû à l'existence éphémère de cette fleur, qui ne permet pas de transformations considérables dans les produits qu'elle renferme. Il n'en est plus de même, ainsi que nous venons de le voir, pour les fruits.

19° Ombellifères.

Les plantes de cette famille ne sont pas à proprement parler des plantes odoriférantes. Aucune ne répand un parfum comparable à celui de la Rose ou du Jasmin. Mais on peut dire, d'une manière générale, que les Ombellifères élaborent des produits odorants. Ceux-ci sont utilisés, soit comme médicaments, soit en mélange avec d'autres essences pour la production des parfums à bas prix. Le principe odorant des Ombellifères s'extrait, d'une manière courante, par la distillation. Il réside, tantôt dans les racines, comme dans l'Angélique qui produit une odeur musquée et aromatique caractéristique ; tantôt dans la tige et les feuilles, comme dans l'Opoponax (*Chironium*), et, le plus souvent, dans les fruits (Carvi, Fenouil, Anis, etc.).

Le fruit des Ombellifères est, comme on le sait, un diakène dont les deux moitiés se séparent, en laissant subsister, le plus souvent, un filament dont elles se détachent de bas en haut, tandis que lui-même se fend, de haut en bas, en deux branches portant les deux akènes à leur sommet. Sur les parois de ce fruit, se développent des parties saillantes au nombre de cinq sur chaque akène et que l'on nomme des *côtes* ou ailes. Dans les sillons qui séparent ces côtes

ou ces ailes, on remarque autant de canaux sécréteurs qui dessinent, sur chaque akène, quatre *bandelettes*. La découverte de ces canaux sécréteurs est due à Hoffmann (1). Parfois, il se produit en face de ces canaux, d'autres saillies que l'on nomme des *côtes secondaires*.

Les canaux n'existent pas seulement dans le fruit. On en trouve encore dans l'écorce, entre chaque faisceau libéro-ligneux, et le faisceau de collenchyme qui lui est superposé. A ces canaux corticaux, s'ajoutent, presque toujours, des canaux médullaires, répandus dans toute la moelle, si elle est persistante, ou à la périphérie de celle-ci, lorsqu'elle se détruit au centre. En outre, la tige de ces plantes renferme dans le péricycle, des canaux sécréteurs, disposés en arc en dehors du liber.

Les canaux sécréteurs du fruit n'existent pas toujours. Quelques espèces, d'après M. Moynier de Villepoix, sont dépourvues de bandelettes (*Anthriscus silvestris*, *Conium maculatum*, *Myrrhis odorata*). Pour le *Conium maculatum*, le même auteur pense qu'il existe une rangée continue de canaux sécréteurs à l'intérieur du cercle des faisceaux, mais M. G. de Lamarlière (2) admet qu'il existe, à la place de ces canaux sécréteurs, une véritable assise sécrétrice. Une rangée continue de bandelettes existe, d'après le même auteur, autour de l'albumen du *Smyrnium olusatrum*.

Tout le monde a pu remarquer que chez les Ombellifères, toutes les parties de la plante, les tiges et les feuilles en particulier, étaient susceptibles de répandre une odeur, lorsqu'on les froissait entre les doigts; mais l'on s'accorde à considérer les canaux sécréteurs comme étant le siège d'élection du parfum.

D'après Arthur Meyer (3), les restes desséchés du contenu

(1) *Syllabus plantarum Ombelliferum*, Mosquæ, 1814, et *Genera plantarum Ombelliferarum*, Mosquæ, 1816.

(2) Géneau de Lamarlière, *Recherches morphologiques sur la Famille des Ombellifères*, 1893.

(3) A. Meyer, *Ueber die Entstehung der Scheidenwände in dem Sekretführenden plasmofreien Intercellularräume der Vittæ der Umbelliferen* (Bot. Zeit., 1889).

des bandelettes forment la membrane noirâtre qui tapisse les canaux.

J'ai cherché, moi-même, à préciser le rôle physiologique de ces canaux sécréteurs par l'examen de quelques espèces.

Chærophyllum aromaticum, — Ombellifère à fleurs blanches, très odorante.

a. *Fleur.* — La fleur répand une odeur très faible, suffisamment marquée cependant, étant donnée l'exiguïté de ses dimensions.

La face interne des pétales est tapissée de cellules épidermiques papilliformes, dans lesquelles on trouve de l'essence bien individualisée. Quelques cellules épidermiques de la face externe en contiennent également. Enfin, sur le mamelon saillant, formé par l'ovaire, au centre de la fleur, on distingue une essence mal individualisée et colorable en jaune d'or très trouble, par les réactifs.

b. *Feuille.* — En froissant la feuille entre les doigts, on perçoit une forte odeur de Panais. Les cellules en palissade, très développées du côté de la face supérieure de la feuille, produisent une essence qui se concrète, au dehors, en masses tabulaires allongées sous la cuticule (Pl. IX, fig. 6). Cette essence, très tannoïde, à en juger par la coloration qu'elle prend sous l'influence des vapeurs d'acide chlorhydrique, se forme, ici sur place, aux dépens de la chlorophylle qui y est partiellement détruite. Elle se montre surtout bien endiguée dans les cellules épidermiques qui se trouvent au niveau des nervures. Sur la face inférieure de la feuille, on trouve principalement l'essence dans les cellules épidermiques papilliformes qui tapissent l'organe.

c. *Tige.* — Sur la périphérie de l'écorce, et de distance en distance, se trouvent des amas de collenchyme, séparés de l'épiderme par une assise de cellules. La face profonde de ces faisceaux présente une échancrure dans laquelle se place un canal sécréteur. Les cellules corticales, proprement dites, renferment de la chlorophylle en quantité d'autant plus

grande qu'on se rapproche davantage de la périphérie.

Dans les cellules épidermiques de cette tige, on distingue de nombreuses gouttelettes d'essence et quelques pigments. Mais ceci ne diffère aucunement de tout ce qu'on peut rencontrer dans les espèces appartenant à d'autres familles. Une particularité intéressante se présente, au contraire, dans les cellules profondes de l'écorce, où les amas chlorophylliens, très importants, dans les cellules sous-épidermiques, commencent à ne plus exister. Cette chlorophylle de la profondeur, resserrée en quelque sorte, entre les faisceaux libéro-ligneux de l'intérieur et l'épiderme, qui, très souvent, se sépare mécaniquement quand la tige commence à mûrir, perd peu à peu son activité, et se transforme bientôt sur place en gouttelettes d'huile essentielle (Pl. IX, fig. 5).

A un stade de développement encore peu avancé de la plante, les canaux sécréteurs, quoique déjà béants, ne contiennent pas d'essence ; mais, un peu plus tard, ils semblent canaliser à leur profit toute l'essence produite dans les régions avoisinantes de l'écorce. On trouve alors de l'essence dans la lumière du canal sécréteur.

Ainsi donc le canal sécréteur ne sécrète rien. Il reçoit, par une sorte de filtration pure et simple, de l'essence produite dans son voisinage. La dénomination de canal sécréteur fait supposer que les cellules de cet appareil sont capables de créer, au moyen de matériaux spéciaux puisés dans les tissus environnants, un produit nouveau. D'après ce que nous venons de voir, au contraire, le rôle du canal se réduit à celui de simple *collecteur*.

d. *Fruit*. — Le fruit n'offre rien de bien particulier à signaler.

Myrrhis odorata. — a. *Fleur*. — La localisation du parfum dans la fleur de cette plante ne présente rien de spécial.

b. *Feuille*. — La feuille, froissée entre les doigts, répand l'odeur commune à toutes les feuilles vertes d'Ombellifères.

La chlorophylle occupe toute l'épaisseur des tissus de la

feuille, sauf dans les deux assises épidermiques. Sur chacune des deux faces se dressent des poils à deux articles, ayant la forme de stylets aigus.

Dans les cellules épidermiques des deux faces de la feuille on trouve une essence mal élaborée, mal endiguée, et très tannoïde.

L'article terminal des poils renferme une essence un peu mieux individualisée. Le poils de la face supérieure contiennent davantage d'essence que ceux de l'autre face.

En somme, dans cette feuille qui est, on peut le dire, entièrement verte, on ne trouve que de l'essence encore incomplètement formée.

c. *Fruit.* — Dans le fruit du *Myrrhis odorata*, les côtes sont très fortes, mais creuses ; le tissu, situé entre l'endocarpe et le faisceau, se résorbe.

Il n'y a pas de bandelettes sécrétrices. L'huile essentielle se trouve localisée dans toute l'étendue de la bordure épidermique du fruit (Pl. IX, fig. 7). On peut en signaler encore quelques gouttelettes, plus ou moins transformées en oléorésine, dans le tissu de la commissure de l'albumen.

Les vapeurs d'acide chlorhydrique donnent au contenu de cet albumen la teinte caractéristique des matières albuminoïdes de réserve et, comme il était facile de le prévoir, des gouttelettes huileuses apparaissent dans les mêmes cellules.

Comme dans le grain de Blé, l'albumen est entouré par une couche qui se colore en vert vif par le réactif ; elle se transforme à maturité en une enveloppe scléreuse.

Ainsi donc, les fruits d'Ombellifères nous mettent sous les yeux les huiles grasses et leur cortège de matières albuminoïdes d'une part, les huiles essentielles de l'autre, mais il n'existe aucun point de contact entre ces différentes substances.

Molopospermum. — a. *Tige.* — Entre les massifs de collenchyme, placés à la périphérie de l'écorce, et le péricycle scléri-

fié, on trouve un canal sécréteur à large ouverture (Pl. IX, fig. 8). La chlorophylle dessine une sorte de V dont le sommet aboutit au canal sécréteur. Mais, tandis que les cellules de l'écorce sont encore abondamment pourvues de pigment chlorophyllien dans les parties qui avoisinent l'épiderme, vers le canal sécréteur, au contraire, le pigment a disparu peu à peu, en donnant naissance à de l'huile essentielle qui sera recueillie dans le canal sécréteur, devenu collecteur.

C'est la même disposition que dans le cas précédent et on peut la retrouver chez la plupart des Ombellifères.

b. *Fruit.* — A chaque vallécule du fruit correspond une large bandelette, limitée par une seule épaisseur de cellules tabulaires (Pl. IX, fig. 9).

Dans un fruit presque mûr, l'intérieur de la cavité de la bandelette est tapissée par un revêtement brun ou noirâtre oléorésineux.

Dans un fruit très jeune, au contraire, où les bandelettes sécrétrices sont déjà bien formées, l'on voit apparaître dans la lumière du canal, dans les cellules voisines, et principalement dans la zone périphérique de l'écorce, où il y a de la chlorophylle en assez grande quantité, de larges gouttelettes d'essence très tannoïde, qui disparaissent presque aussitôt, sous l'influence du réactif. Une teinte jaune verdâtre, plus foncée vers la périphérie, envahit toute l'écorce.

La bandelette recueille simplement l'essence formée dans le voisinage.

L'essence disparaît dans les bandelettes, en subissant une sorte de résorption de la partie liquide et abandonnant, au contraire, une production concrétée brune, signalée par Meyer, et qui n'est plus susceptible de dégager une odeur appréciable,

Heracleum. — a. *Fruit.* — Il est facile, en étudiant le développement du fruit de l'*Heracleum Sphondylium*, de préciser encore davantage le mode de formation de l'essence, en dehors des bandelettes.

Dans un fruit à peine formé, on trouve de chaque côté de la commissure, deux bandelettes commissurales très développées. Les bandelettes des vallécules sont à peine ébauchées. Elles ne renferment pas d'essence, mais aussi, on ne constate pas, à ce stade, la transformation de la chlorophylle, qui se trouve encore au contact immédiat des cellules sécrétrices.

Une légère odeur que l'on perçoit provient d'une essence à peine formée et produite aux dépens de la chlorophylle, dans l'épiderme externe.

Lorsque le fruit est parvenu à sa taille maximum, on peut trouver de l'essence dans les bandelettes, mais par contre, la chlorophylle du voisinage a disparu.

Le fruit de l'*Heracleum Sphondylium* est recouvert, sur sa surface, de quelques poils spéciaux, très renflés à leur base et terminés par un bec crochu. Ces poils sont composés d'un certain nombre de cellules sécrétrices.

On peut faire, sur ces poils, une remarque intéressante. Dans le fruit jeune, il existe une couche continue de chlorophylle dans les cellules épidermiques. Cette assise chlorophyllienne subit bientôt des interruptions, juste à la base des poils sécréteurs, et l'on voit très bien que la disparition du pigment chlorophyllien est une conséquence de la formation de l'essence.

Daucus Carota. — Des faits du même genre peuvent s'observer dans le fruit de la Carotte. A la base des grands piquants qui se dressent au niveau des vallécules, on trouve des bandelettes triangulaires, susceptibles de renfermer de l'essence à l'état de première formation. En face des faisceaux libéro-ligneux, et correspondant, par conséquent, aux côtes primaires, on observe des poils allongés, pluricellulaires à leur base, qui renferment une essence jaune d'or mieux élaborée. A droite et à gauche de la base de ces poils, on trouve des amas chlorophylliens dont la destruction alimente les réservoirs sécréteurs du poil (Pl. IX, fig. 10). Les

autres poils de l'épiderme du fruit ne renferment pas d'essence.

Il serait inutile de multiplier les exemples d'Ombellifères. Ceux que nous avons examinés montrent suffisamment bien le mode de production des huiles essentielles aux dépens du protoplasma chlorophyllien. L'essence ne se produit pas, comme l'on croyait, dans les canaux sécréteurs. Ces appareils servent simplement à recueillir l'essence qui provient des cellules chlorophylliennes, situées dans l'épaisseur de l'écorce. Ils peuvent renfermer beaucoup d'essence, lorsqu'ils sont jeunes, mais ce produit se résorbe peu à peu, en abandonnant la matière brune qui tapisse la lumière des bandelettes plus âgées.

Enfin, l'albumen des Ombellifères, parvenu à maturité, contient en réserve des matières albuminoïdes et de l'huile grasse dont le mode de formation est indépendant de celui de l'huile essentielle.

20° Labiées.

Dans les plantes qui appartiennent à cette famille, le parfum se produit surtout dans la partie végétative, dans les feuilles principalement: la fleur ne renferme que très peu d'essence.

A la suite des recherches de M. J. Martinet, qui a décrit avec beaucoup de soin les glandes sécrétrices chez un grand nombre de Labiées, on peut dire qu'il existe un type de glandes sécrétrices, propre à toutes les Labiées, et dont la forme générale est celle d'un sphère plus ou moins aplatie ou d'un ovoïde plus ou moins allongé, et composée de une, plus souvent de deux, fréquemment de quatre ou de huit cellules.

M. Martinet n'étudie pour ainsi dire pas le contenu de ces glandes :

« Dès leur jeune âge, dit-il, elles sont remplies par un suc aqueux, plus ou moins abondant, pourvu de substances protoplasmiques et très transparentes. »

On trouve fréquemment, dans ces organes, du tannin et quelquefois du sucre (M. Weiss). Mais avec l'âge le nombre de ces substances différentes augmente et le contenu devient plus ou moins opaque. Alors apparaissent les huiles essentielles et quelquefois, d'après M. Weiss, des concrétions résineuses et cireuses très abondantes.

Ce savant dit également que le tannin et l'amidon jouent un rôle très important dans les glandes, car on constate qu'ils précèdent toujours et accompagnent l'apparition des huiles essentielles. On trouve quelquefois des grains de chlorophylle, mêlés à ces diverses substances.

M. Martinet donne aussi quelques détails sur le mode de formation de l'huile essentielle, mais il insiste surtout sur la répartition de cette substance dans les glandes :

« L'huile essentielle des glandes des Labiées, dit M. Martinet, se présente sous divers aspects, quand on l'examine dans l'organe même qui l'a produite.

« Elle forme de très petits globules d'un jaune clair, mêlés à de fines granulations d'une matière solide, jaune verdâtre, brunissant plus ou moins par l'iode. Quelquefois, outre ces petits globules, on en remarque un plus volumineux hors de la glande, soit dans la cellule du poil la plus rapprochée de cet organe, soit dans celle qui est la plus rapprochée de l'épiderme, dans le cas de poils à deux cellules, rarement enfin, dans la cellule de l'épiderme dont est issu le poil. Une observation de ce genre fait dire à M. Weiss que les cellules du pédicelle paraissent contenir des réserves des substances préparées dans la glande. Assez fréquemment, le liquide sécrété forme dans les cellules mêmes de cet organe de volumineux globules dont le diamètre atteint près d'un centième de millimètre. Leur nombre est généralement égal à celui des cellules de la glande et ils sont quelquefois entourés de globules plus petits. »

Il se passe, dans un assez grand nombre de Labiées, un phénomène remarquable. La substance sécrétée sort à travers les parois des cellules glandulaires et s'extra-

vase entre la glande et la cuticule qui recouvre cet organe.

Celle-ci, décollée des parois cellulaires auxquelles elle adhérait, est soulevée par le liquide extravasé, qui forme bientôt au-dessus de la glande une masse relativement considérable, limitée par la membrane cuticulaire.

Serpolet (*Thymus Serpyllum*). — a. *Fleur*. — La fleur du Serpolet, comme celle de la plupart des Labiées, est très petite et ne répand pas beaucoup d'odeur. Toutefois, on trouve de l'essence dans les cellules épidermiques papilliformes de la face interne des pétales. Ces cellules papilliformes sont recouvertes d'un léger revêtement de cire et rappellent beaucoup celles qui tapissent les pétales de Rose. Les bractées renferment un peu d'essence tannoïde dans leur épiderme externe.

b. *Feuilles*.—La presque totalité de l'essence se trouve dans les feuilles (Pl. IX, fig. 11). Ces organes renforment de la chlorophylle dans toute leur épaisseur, les épidermes exceptés. L'essence apparaît dans les poils décrits par M. Martinet et qui sont logés dans des enfoncements de l'épiderme.

Mais il existe de plus, dans toutes les cellules de l'épiderme supérieur et sous la cuticule, des gouttelettes d'essence qui représentent la plus grande partie de l'essence de la feuille. Le produit odorant se concrète et abandonne dans ces cellules, des masses oléorésineuses, qui deviennent brun foncé par l'action des réactifs.

Origan (*Origanum vulgare*). — La fleur n'offre rien de particulier. Les bractées ne contiennent que quelques traces d'essence. Toute l'attention doit se porter sur les feuilles où l'on observe les mêmes phénomènes que dans les feuilles du Serpolet (Pl. IX, fig. 12). L'essence se localise dans les deux épidermes, principalement dans l'épiderme supérieur. Dès qu'on fait agir l'acide chlorhydrique, on voit naître, dans toutes les cellules, une coloration jaune verdâtre trouble, qui indique une transformation de la chlorophylle

en essence. Il n'y a que quelques rares poils sécréteurs dans cette espèce.

Le protoplasma chlorophyllien de la feuille de l'Origan, comme celui de la feuille de presque toutes les autres Labiées, Romarin, Lavande, Menthe, etc., élabore de l'huile grasse.

Menthe (*Mentha rotundifolia*). — a. *Feuille.* — On trouve de la chlorophylle dans toute l'épaisseur de la feuille. Des poils existent sur les deux faces, mais ils sont un peu plus nombreux sur la face inférieure de la feuille que sur la face supérieure. Ceux de la face supérieure sont beaucoup plus longs et formés de 3 ou 4 articles.

Sur la face inférieure, on trouve, çà et là, quelques poils sécréteurs sphériques, déjà décrits par M. Martinet.

Sur la face supérieure, la chlorophylle produit de l'essence qui s'accumule dans les cellules épidermiques et forme des amas résineux qui brunissent par les réactifs. Les différents articles des poils les plus longs renferment de l'essence. Le protoplasma chlorophyllien des cellules produit en outre une quantité notable d'huile grasse.

b. *Tige.* — La tige du *Mentha rotundifolia* peut être considérée comme un bon exemple de tige de Labiée (Pl. IX, fig. 13).

L'écorce, assez étroite, renferme de la chlorophylle dans deux ou trois rangées de cellules. L'essence qui résulte de la transformation de ce pigment s'accumule dans les cellules épidermiques et dans les poils sécréteurs à tête sphérique que l'on rencontre, çà et là, sur la surface de la tige.

La disposition est, en somme, la même que dans la feuille.

Lavande (*Lavandula vera*). — Les deux épidermes de la feuille portent des poils étoilés qui ne renferment que très peu d'huile essentielle. Il existe, de plus, d'autres poils, à un seul article et à tête sphérique, principalement développés sur la surface inférieure, dans lesquels il y a encore un peu d'essence. Mais, comme chez les autres Labiées, on

trouve de l'essence dans les cellules épidermiques de la face supérieure.

De fines gouttelettes d'huile grasse, principalement développées dans les feuilles âgées, se rencontrent dans le tissu chlorophyllien.

Essence de Labiées. — Les huiles essentielles extraites des Labiées ont toutes un certain nombre de points de ressemblance. Elles possèdent, lorsqu'elles sont fraîches, une odeur vive et piquante, avec une saveur chaude et camphrée. Elles sont généralement très fluides et incolores, ou quelquefois colorées en jaune d'or (Serpolet). Au bout d'un certain laps de temps, elles prennent une couleur plus foncée et s'épaississent (Romarin). La plupart ont une réaction acide et rougissent la teinture de tournesol (Lavande).

Par la distillation fractionnée, on arrive toujours à séparer deux parties : l'une incolore, bouillant à des températures variant de 165° à 180° et constituée par un carbure simple, cymène ($C^{10}H^{14}$) (Serpolet) ; menthène ($C^{10}H^{18}$) (Menthe) ; terpène ($C^{10}H^{16}$) (Romarin) ; l'autre partie est susceptible d'abandonner, par refroidissement, des produits oxygénés cristallisables, le bornéol, le menthol et des camphres.

On peut en quelque sorte se rendre compte, par l'examen microchimique des plantes, des modifications successives qu'éprouvent ces huiles dans les tissus. Les premières transformations de la chorophylle ne donnent lieu qu'à des carbures d'hydrogène. Mais bientôt, ces produits se modifient, soit par hydratation avec fixation des éléments de l'eau, soit par oxydation partielle au contact de l'air et de la lumière. Toujours est-il que, si l'on prend des feuilles de Labiées de plus en plus âgées, on voit s'accroître la proportion des éléments solides de l'essence et il n'est pas rare de voir la cuticule d'un poil se crever tout à coup, abandonnant le carbure le plus volatil et laissant en place dans les cellules sécrétrices un amas oléorésineux. Et comme, au moment de l'extraction, on distille la plante tout entière, il s'ensuit que l'on obtient un pro-

duit dont la valeur est une sorte de résultante qui varie suivant l'époque à laquelle se fait l'opération.

J'ai remarqué, et le fait était facile à prévoir, que la proportion des carbures volatils, qui peut se trouver dans une plante, dépend de la manière dont s'est effectué le développement de celle-ci. Lorsque la plante est suffisamment arrosée et qu'elle croît vigoureusement, tout en restant exposée en plein soleil, la quantité d'huile essentielle, produite dans la feuille, est très grande et la transformation en oléorésine est peu accentuée. Au contraire, si la plante est chétive et rabougrie, la formation des produits odorants se fait plus difficilement et l'on ne trouve guère, dans les cellules, que des masses oléorésineuses. Il en résulte à la distillation un produit inférieur.

En Angleterre, par exemple, où l'on cultive en grand la Lavande et la Menthe, on obtient des produits généralement supérieurs à ceux de la Provence, probablement pour cette raison que les plantes croissent dans un climat plus humide et que le développement des parties vertes se fait plus facilement. Il a suffi de planter de la Menthe dans les plaines de Gennevilliers pour arriver aux mêmes résultats.

Dans les environs de Grasse et de Nice, on obtient des essences de première qualité, en distillant les Lavandes qui croissent dans la montagne à une altitude de 900 à 1000 mètres.

21° Rhizome d'iris.

Le rhizome desséché de l'Iris de Florence dégage une odeur très agréable que l'on compare quelquefois à celle de la Violette. Ce rhizome pulvérisé et réduit en poudre, sert à la confection des sachets et des poudres dentifrices. Par la distillation avec l'eau de ce produit, on obtient une matière solide cristallisable nommée Camphre d'Iris (1). Cette substance paraît être de l'acide myristique renfermant des traces d'huile essentielle. La réaction est acide.

(1) Piesse, *Chimie des Parfums*.

Le rhizome est coloré en brun jaunâtre à l'extérieur; il est blanc et succulent à l'intérieur.

Si nous examinons une coupe transversale au microscope, nous voyons d'abord une écorce formée de cellules cubiques disposées en files radiales, puis la moelle dont les cellules arrondies contiennent de l'amidon et des matières albuminoïdes de réserve.

Dans ce rhizome il y a, comme on le voit, des réserves.

Sous l'influence des réactifs, certaines cellules de l'écorce se colorent en jaune brun, tandis qu'une coloration légèrement tannoïde envahit toute la préparation. Dans la moelle, les gouttelettes d'essence apparaissent en jaune d'or, mais cette coloration est peu durable, car elle est presque aussitôt masquée par la coloration violette des matières albuminoïdes de réserve.

Les gouttelettes d'essence ne disparaissent pourtant pas. Après la dissolution complète des matières azotées, on retrouve des gouttelettes d'huile grasse colorée en brun. La préparation tout entière s'est elle-même colorée en brun sous l'influence du réactif. Cette huile grasse, cortège habituel des matières albuminoïdes de réserve, servait de substratum aux gouttelettes d'essence.

D'ordinaire l'essence se trouve principalement dans les cellules rapprochées de la périphérie de la moelle.

Quand les rhizomes ne sont pas odorants, la composition est la même, mais on ne trouve pas la coloration spécifique de l'essence, ce qui est une preuve, en quelque sorte négative, de la valeur du réactif.

Je n'ai pas eu l'occasion de suivre le développement d'un rhizome de façon à pouvoir saisir le mode de formation du parfum.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS DE LA SECONDE PARTIE.

L'étude microchimique de la localisation du parfum dans

un grand nombre d'échantillons de plantes nous conduit donc à une notion simple de l'origine des substances odorantes : dans tous les cas, les huiles essentielles qui produisent les parfums sont un produit de transformation du protoplasma chlorophyllien.

Les réactions que j'obtiens avec l'acide chlorhydrique sont très concluantes.

En effet, dans les conditions où j'opère pour localiser les essences, il ne se produit aucun phénomène de coloration avec des grains de chlorophylle encore très verts et placés dans de bonnes conditions physiologiques. Au contraire, dans les tissus où l'activité chlorophyllienne est un peu amoindrie ou en voie de transformation, il se produit presque toujours la coloration caractéristique d'une huile essentielle plus ou moins bien élaborée.

Il est ensuite facile de démontrer que les conditions de formation des huiles essentielles varient dans le même sens que les causes de la destruction de la chlorophylle. Il importe toutefois que le problème reste simple et qu'on fasse abstraction, momentanément, des tannins et des pigments colorés qui, eux aussi, peuvent se former aux dépens de la chlorophylle.

Trois cas principaux peuvent être considérés :

1° Formation de l'huile essentielle dans les fleurs;

2° Formation de l'huile essentielle dans les feuilles et dans les tiges;

3° Formation de l'huile essentielle dans les fruits.

Fleurs. — L'huile essentielle produite par les fleurs se localise presque toujours dans les cellules épidermiques de la face interne des pétales ou des sépales. Toutefois, on peut en trouver également dans l'épiderme externe, et alors, dans ce cas, il en existe dans les deux épidermes. D'ailleurs, l'essence qui s'élabore dans l'épiderme externe, est, en général, fortement mélangée de produits tannoïdes dérivés eux-mêmes de la chlorophylle.

Certaines considérations physiologiques donnent l'expli-

cation de ces faits. Considérons, en effet, un bouton de fleur non encore épanoui. Les deux faces d'un même pétale ou sépale ne sont pas dans les mêmes conditions physiologiques. La face externe est exposée à la lumière et à l'air, c'est-à-dire que le peu de chlorophylle qu'elle produit se trouvant dans de bonnes conditions pour résister, durera plus longtemps et ne se transformera pas en essence.

Les pigments et les tannins, pour la formation desquels une longue exposition à la lumière est nécessaire, seront localisés de ce côté (1). La face interne étant, au contraire, cachée, la chlorophylle qui se forme de son côté, ne pouvant assimiler suffisamment, se modifiera rapidement et donnera des produits de transformation (tannoïdes), qui ne subiront l'influence de la lumière et de l'oxygène de l'air qu'au moment de l'épanouissement du bouton. A ce moment la fleur deviendra odorante.

Il serait inexact de dire, que dans une fleur, toute l'essence s'élabore sur place, car parfois il est difficile de saisir le moment de la métamorphose de la chlorophylle dans la fleur, et elle devient même douteuse dans certains cas (Orchidées).

On comprend alors le rôle que peut jouer un afflux plus ou moins grand des sucs chargés de matériaux susceptibles de produire de l'essence, sur la périodicité du dégagement de parfum. On connaît, en effet, plusieurs faits qui montrent bien l'influence des variations diurnes et nocturnes sur la turgescence des tissus. M. Musset (2) a observé, sur la jeune feuille de *Colocasia* en préfoliation, c'est-à-dire enroulée, la projection brusque des gouttelettes d'eau par une éjaculation continue parfaitement rythmique, et qui s'effectue par une sorte de diastole et de systole. Ce phénomène ne peut s'expliquer que

(1) Westermaier, *Neue Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Bedeutung des Gerbstoffes in den Pflanzengeweben* (Bot. Centralb., XXXI).

(2) Musset, *De l'éjaculation de la sève aqueuse par les feuilles de* Colocasia esculenta. — Schott, *Nouvelle fonction idiosynhydrique* (Mém. Acad. impér. sc., inscrip. et belles-lettres. Saint-Pétersbourg, 6e série, 1886).

par la différence entre l'absorption pendant la nuit et la déperdition par les feuilles.

Menière (1) a signalé, dans une Orchidée, le *Coryanthes*, l'émission d'un liquide abondant par deux petites cornes obtuses placées symétriquement à la base commune du gynostème et du labelle. On sait, d'ailleurs, que la nuit, ces sucs se produisent en plus grande abondance que dans le jour, car la perte d'eau par les feuilles est moins grande, puisque la chlorovaporisation n'existe pas (2).

Le fait est général et, sans aller jusqu'à l'émission de gouttelettes liquides, il se produit chez toutes les plantes, pendant la nuit, une augmentation dans la quantité des sucs, et un entraînement des produits odorants vers la périphérie. Ainsi doit-on s'expliquer pourquoi les plantes sont plus odorantes le matin que le soir ou dans l'après-midi.

La lumière favorise le dégagement de l'odeur, mais elle exerce en même temps une action destructive. M. Charles Henry (3) dit, qu'en s'appuyant sur la volatilité des parfums sous l'influence de la chaleur, on explique que souvent, au grand soleil, les parterres sont inodores, tandis qu'à l'ombre les fleurs exhalent encore leurs parfums. Mais cette différence n'est pas due à la volatilité des parfums, ainsi que le prouve l'expérience suivante :

Expérience. — J'ai placé deux bottes de Roses, aussi identiques que possible, l'une à l'obscurité complète, l'autre à la lumière diffuse, par une journée très claire. Des précautions étaient prises pour que la température ne variât pas dans les deux expériences. L'écran noir qui recouvrait l'une des bottes de Roses était disposé de telle façon que l'air pouvait se renouveler constamment, et se maintenir à la température ambiante.

Au bout de quelques heures, la botte de Roses placée à

(1) Menière, *Sécrétion d'un liquide abondant par l'organe glandulaire des* Coryanthes (Bull. Soc. Bot., 1855).

(2) Van Tieghem, *Transpiration et chlorovaporisation* (Bull. Soc. Bot., 1886).

(3) Charles Henry, *Les Odeurs*. Conférence du 14 mars 1891 à la Bibliothèque municipale professionnelle d'art et d'industrie, Forney.

l'obscurité dégageait une odeur d'une intensité à peu près double de celle qui était exposée à la lumière, et pourtant la volatilité du parfum avait pu se produire dans un cas comme dans l'autre.

Il sera donc bon de cultiver certaines fleurs dans des conditions telles que la radiation lumineuse soit un peu atténuée. C'est ainsi que les Violettes que l'on cultive sous les arbres à Toggia (Italie) sont plus odoriférantes que celles qui croissent en plein soleil.

Le Muguet, le Chèvrefeuille donnent leurs parfums les plus exquis à l'ombre des grands bois. Les fleurs cultivées aux environs de Paris sont tout aussi odoriférantes, et quelquefois même plus que celles qui sont récoltées sous le chaud soleil de la Provence.

Je ne veux pas dire, pour cela, que l'influence de la radiation solaire soit nuisible et qu'il y ait quelque intérêt à la supprimer. On sait, au contraire, que les essences les plus parfumées contiennent un mélange, en assez forte proportion, de produits oxygénés. Or, la présence de la lumière est indispensable pour faciliter la transformation des carbures inférieurs simples en produits oxygénés. Mais il y a, comme dans toute chose, un juste milieu à tenir, qui doit varier avec les différentes plantes. Il faut, en somme, des conditions d'humidité et de fraîcheur suffisantes pour que les plantes se développent rapidement, et qu'elles soient maintenues dans un état de réplétion convenable, et une exposition à la radiation solaire assez forte pour favoriser l'élaboration des produits odorants, mais insuffisante pour ne pas dépasser le but, et transformer ceux-ci en produits résineux de qualité inférieure.

Il est évident, d'après cela, que si l'on connaissait d'une part, pour une fleur donnée, la composition de l'essence qui est susceptible de dégager du parfum avec le maximum d'intensité, et d'autre part, le degré de réplétion normale qui doit exister dans les tissus, on devrait pouvoir choisir l'exposition et le mode de culture les plus convenables pour

se rapprocher du maximum de rendement des essences.

Feuilles. — Les considérations précédentes ne peuvent guère s'appliquer aux espèces qui, comme les Labiées, élaborent principalement les huiles essentielles dans leurs feuilles, et il est nécessaire de faire intervenir des explications nouvelles.

Tant que dure la période d'activité de la feuille chez les végétaux en général, la chlorophylle ne semble pas disparaître des cellules. Ce n'est que sur la fin de son existence, à l'automne, que le pigment vert subit une sorte de transformation huileuse d'un autre genre, très comparable à la dégénérescence graisseuse qui frappe parfois les tissus animaux.

Cependant, cette chlorophylle s'use, chaque jour, au fur et à mesure qu'elle a servi aux puissantes actions chimiques qui se groupent sous un seul nom : *assimilation chlorophyllienne.* D'ailleurs, il ne peut pas en être autrement, et l'on ne s'expliquerait pas qu'un même agent chimique puisse continuellement se régénérer, au point de pouvoir servir à de nouvelles combinaisons, sans qu'il n'y ait jamais aucun déchet. Il est évident qu'à partir d'un certain moment le protoplasma chlorophyllien s'altère d'une manière ou d'une autre, et que l'énergie chimique des premiers jours doit s'affaiblir de plus en plus.

Donc, dans chaque cellule chlorophyllienne de la feuille il se produit une élimination de ce déchet de substance pigmentaire, et c'est ce qui contribue à la formation des carbures d'hydrogène odoriférants.

Chez les plantes qui ont des feuilles étroites ou découpées, telles que certaines Labiées, certaines Ombellifères, le Géranium rosat, etc., les grains de chlorophylle sont serrés les uns sur les autres dans un espace restreint. Là, les remplacements se font vite, et la production de l'essence est abondante. Si, au contraire, le limbe est beaucoup plus élargi, le rôle dévolu à chaque chloroleucite est beaucoup moins important, et la production de l'essence est très faible; elle peut même ne pas exister ou échapper aux investigations.

La formation de l'essence dans les tiges donne lieu aux mêmes observations.

Fruits. — Sauf chez les Ombellifères, où j'ai cherché à mettre en relief le rôle physiologique joué par les bandelettes sécrétrices, je n'ai pas eu à m'occuper jusqu'ici des essences formées dans les fruits. Les réactifs qui pourraient servir à révéler l'existence des *éthers* produits dans le péricarpe des fruits, ne sont pas encore connus. Dans une année chaude et très ensoleillée, comme celle que nous venons de traverser (1893), les transformations sont poussées très loin, et les fruits dégagent des odeurs qui sont parfois de véritables parfums

DÉGAGEMENT D'ODEUR PAR LES HUILES ESSENTIELLES RENFERMÉES DANS LES VÉGÉTAUX.

Boerhaave et Frédéric Hoffmann regardaient les *esprits recteurs* des plantes comme étant d'une nature cosmique particulière. Plus tard, on a cru que l'arome dépendait seulement d'une huile essentielle volatilisée, et formant une sorte d'atmosphère autour de la substance odorante.

Raspail a prétendu que l'atmosphère d'odeur qui régnait autour des plantes éloignait, par sa propre tension, la vapeur aqueuse de l'air, et protégeait contre l'humidité les organes de la reproduction. Il invoquait, pour cela, l'expérience bien connue, qui consiste à placer un morceau de camphre ou une goutte d'huile essentielle, sur une plaque de verre recouverte d'une mince couche d'eau. Un instant après, on voit autour de ces corps odorants, des espaces parfaitement secs, parce que l'effluve odorant chasse l'humidité.

Trinchinetti (1) fait également observer que les fleurs dont les organes particuliers sont les plus exposés aux agents du dehors sont celles qui peuvent dégager une odeur (Jasmin, Œillet, Eugenia); que les fleurs sont odorantes le matin, le

(1) Cité par Morren, *Mémoires divers*, p. 395.

soir, la nuit, aux heures humides; que les fleurs naturelles protégées contre les vapeurs (les Campanules, la Digitale, l'Aconit, les Antirrhinum, etc.) sont peu odorantes; les fleurs dormantes ou celles qui changent de position la nuit, pour se prémunir contre l'humidité, sont également inodores; enfin, les fleurs nocturnes sont toutes odoriférantes, parce que la nuit, dit-il, elles ont besoin des odeurs pour lutter contre l'humidité malfaisante.

Ces considérations sont fort ingénieuses, mais elles sont susceptibles d'explications plus positives et mieux en rapport avec les faits, ainsi que je l'ai montré plus haut.

Et, s'il y a des fleurs plus spécialement odorantes le matin, le soir et la nuit, Trinchinetti attribue ce phénomène à l'action combinée de la lumière et de la chaleur qui dissipe le principe odorant pendant le jour. Il déclare que des fleurs qui sont odorantes la nuit le deviennent aussi le jour, lorsqu'on les met dans un endroit frais et obscur.

Cet auteur admet que la lumière du jour préside à l'élaboration du parfum de la nuit. « Le jour, dit-il, les stomates ouverts ne permettent pas la turgescence qui, ne se faisant que la nuit, serait nécessaire à la sécrétion des matériaux odorants, car les cellules, remplies alors de sucs, émettent des substances aromatiques peu à peu préparées le jour. » Comme on le voit, Trinchinetti avait, lui aussi, admis une relation intime entre la périodicité des odeurs et les modifications qui se produisent dans la turgescence des tissus; mais il n'avait pas suivi, à l'aide du microscope, l'élaboration progressive des matériaux odorants, et il était incapable d'expliquer les faits par des raisons physiologiques simples.

Toutes les plantes, à vrai dire, peuvent renfermer un produit odorant. Si, par exemple, on froisse une feuille entre les mains, on perçoit une odeur, l'*odeur de vert*. Souvent, l'odeur augmente d'intensité si on fait dessécher la plante (Rose de Provins). Il en est de même pour les Graminées (Flouve odorante) dont l'odeur se développe par la dessicca-

tion (*odeur des foins coupés*), et l'on peut, d'ailleurs, trouver tous les termes de transition entre l'odeur de vert et un parfum véritable.

NATURE ET INTENSITÉ DES PARFUMS.

Dans une série d'expériences sur la ***Mesure de l'intensité des parfums*** (1), que j'ai eu l'occasion de faire en suivant un autre ordre d'idées, je me suis préoccupé de rechercher quel pouvait être le rôle effectif qui revenait à chaque unité de volume d'essence, le millimètre cube, lorsque je faisais agir sur la muqueuse olfactive, des mélanges de quantités d'essence de plus en plus petites avec une même masse d'air. J'ai pu constater qu'il s'établissait, sous ce rapport, des différences considérables entre les parfums véritables, essence de Rose, de Néroli, d'Ylang-Ylang, de Citron même, et des produits qui sont plutôt odorants qu'odoriférants, et extraits principalement des parties vertes des feuilles, essence de Petit Grain, de Géranium de Provence, de Géranium des Indes, etc.

Dans le premier cas, chaque molécule d'essence semblait multiplier d'autant plus ses efforts, pour agir sur la muqueuse olfactive, qu'il y avait moins de molécules en présence pour exercer cette action. Dans le second cas, au contraire, chaque molécule perdait de son énergie olfactive en s'isolant davantage.

Quelle est l'explication de ce phénomène? Peut-être les produits simplement odorants s'adressent-ils à la sensibilité générale de la muqueuse, ainsi que pourraient le faire de l'Ammoniaque, de l'Éther, etc., tandis que le véritable Parfum porterait son action sur la sensibilité spéciale de l'organe olfactif. Ou bien, faut-il supposer que les produits odorants sont des mélanges d'une nature particulière ?

(1) E. Mesnard, *Appareil nouveau pour la mesure de l'intensité des parfums.* Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 19 juin 1893.

la périphérie des organes, elle alimente, au contraire, les réservoirs laticifères qui sont creusés dans l'intérieur des tissus. Il se produit en même temps, dans les mêmes cellules, une grande quantité de tannin. Les différentes substances qui composent le latex subissent des transformations nombreuses et à peu près inconnues, à l'abri de l'air, et, si l'on vient à pratiquer une section dans une tige de *Ficus elastica*, le latex qui s'en écoule se résinifie au dehors, sans dégager aucune odeur appréciable.

La même chose a lieu pour la plupart des plantes à latex. Ailleurs, il se produit du tannin, comme dans le Chêne, le Hêtre, le Pommier, le Poirier, etc., et il n'y a pas formation d'huile essentielle, les composés tannoïdes originels ayant été transformées en tannin.

Quelquefois, lorsque la production du tannin, quoique abondante (1), reste cependant incomplète, comme cela arrive dans certaines plantes herbacées de la famille des Composées, les espèces ne sont pas odorantes ou bien elles répandent une odeur désagréable, tannoïde (Matricaire, Helianthus, Chrysanthèmes, etc.)

Quelques plantes de cette famille peuvent cependant produire de l'essence (Absinthe), mais celles-ci ne renferment presque pas de tannin. Chez les plantes dont la fleur reste verte, la chlorophylle ne se transformant pour ainsi dire pas, on ne perçoit aucune odeur (Graminées). Pourtant chez les Graminées il y a déjà un commencement de production de substance odorante ; tout le monde connaît, en effet, l'odeur aromatique des foins coupés. Quelques espèces de Graminées produisent même un véritable parfum (Flouve odorante).

Influence de la couleur sur l'odeur dégagée par les plantes. — On a tout naturellement cherché à savoir s'il existait une relation entre la couleur des fleurs et le dégagement du parfum.

(1) Daniel, *Tannin des Composées* (Revue générale de Botanique, 15 septembre 1890).

Cohler et Schlübert, qui ont noté la proportion des fleurs odorantes en tenant compte de la couleur, ont donné le tableau suivant :

COULEUR.	ESPÈCES.	ODORANTES.	ODEUR agréable.	ODEUR désagréable.	
Blanches.....	1193	187	175	12	
Jaunes.......	951	75	61	14	
Rouges......	923	85	76	9	
Bleues.......	594	31	23	7	
Iris..........	307	23	17	6	
Vertes.......	153	12	10	2	
Oranges	50	3	1	2	
Brunes	18	1	»	1	

De l'examen de ce tableau, il suit que les fleurs blanches sont les plus parfumées et les plus agréables à l'odorat, tandis que les fleurs orangées et brunes sont de peu d'utilité au parfumeur (1).

Si l'on fait le rapport du nombre des espèces odorantes, au nombre des espèces de chaque couleur, on trouve : blanches $\frac{1}{6,37}$; rouges $\frac{1}{10,8}$; jaunes $\frac{1}{11,3}$; vertes $\frac{1}{12,7}$; bleues $\frac{1}{15,9}$; orange $\frac{1}{16,6}$; brunes $\frac{1}{18}$.

Ces résultats peuvent s'interpréter dans le sens général de la théorie que je viens de développer.

Les fleurs blanches, dans lesquelles la transformation de la chlorophylle en composés tannoïdes et en essence est susceptible de devenir complète, tiennent naturellement le premier rang. Exception est faite pour les fleurs de Marronnier d'Inde, de Prunier, d'Amandier, etc., qui ne sont pas odorantes, parce que, dans les parties vertes de l'arbre qui les porte, il se produit une très grande quantité de tannin.

La coloration des fleurs jaunes est due à la *xanthéine*,

(1) Piesse, *Chimie des Parfums*.

substance solide, molle et incristallisable qui, d'après M. Filhol, dérive de la chlorophylle. Or les fleurs colorées en jaune ne contiennent d'ordinaire qu'une faible quantité de *xanthéine* et cette substance se produit principalement dans des espèces qui ne renferment pas de tannin. Autrement dit, malgré la production du pigment jaune, il reste une large place pour la formation des huiles essentielles aux dépens de la chlorophylle. Rien d'étonnant à ce qu'elles occupent le second rang.

Dans les fleurs bleues ou rouges, les pigments dissous dans des gouttelettes de consistance huileuse, viennent se rassembler dans les cellules de la périphérie en se superposant aux huiles essentielles. Ces pigments nuisent au dégagement du parfum, peut-être en empêchant la volatilisation.

Enfin, dans les fleurs orangées ou brunes, les pigments sont formés de *xanthéine* et d'autres substances solides riches en tannin. La production de l'essence est alors annulée, ce qui explique que les fleurs ayant cette coloration, occupent le bas de l'échelle.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude de la localisation des Huiles grasses et celle des Huiles essentielles, à l'aide de réactifs microchimiques appropriés, permet d'énoncer un certain nombre de faits et de formuler quelques hypothèses destinées à interpréter ces faits.

I. Formation des huiles grasses.

1° Sauf dans quelques cas particuliers (assise à gluten des Graminées), l'huile grasse ne se localise pas dans des assises spéciales de cellules. La matière grasse occupe indistinctement et en quantité plus ou moins grande, suivant les circonstances, toutes les cellules d'une région déterminée d'un organe végétal (albumens, embryons, pulpe de fruit, feuilles, rhizomes, etc.).

2° Dans les graines, les matières albuminoïdes de réserve (gluten, fibrine ou caséines végétales) suivent le même mode de localisation que la matière grasse, et il paraît exister une relation intime entre ces deux catégories de substances. En fait, toutes les fois que l'on rencontre des matières albuminoïdes en quantité notable dans les tissus, il est toujours possible de provoquer, par l'emploi des vapeurs d'acide chlorhydrique, l'apparition de l'huile, même lorsque cette substance semble à première vue ne pas devoir exister.

3° Autant qu'on peut en juger par l'emploi des réactifs, l'amidon de germination qui se dépose toujours dans les embryons des graines oléagineuses en voie de germination se montre très indépendant de la réserve d'huile.

Dans la plupart des cas, au contraire, il semble exister un lien intime entre la matière amylacée de germination et les matières albuminoïdes de réserve.

4° Les matières albuminoïdes de réserve étant en relation, d'une part avec la matière grasse de réserve, d'autre part avec

l'amidon de germination, jouent un rôle prépondérant au moment de la formation et pendant la germination des graines oléagineuses. De fait, l'huile n'est jamais révélée dans les réserves qui se forment au moment de la maturation de la graine, qu'après qu'il s'est produit un abondant dépôt des matières albuminoïdes de réserve.

Au moment de la germination, ces deux catégories de substances pénètrent en même temps, et progressivement, dans les tissus de l'embryon, mais la consommation des matières azotées se fait plus rapidement et d'une manière plus complète que celle des matières grasses.

5° Dans beaucoup de cas, pulpe de fruits, feuilles, tiges, etc., l'huile grasse s'accumule dans les cellules et sans qu'il y ait dépôt simultané de matières albuminoïdes. Cette observation démontre l'indépendance absolue de ces deux sortes de substances, quant à leur origine.

On remarque également que l'huile grasse, de formation libre, se produit toujours au sein du protoplasma chlorophyllien des parties vertes.

6° La dislocation des réserves oléagineuses ne paraît pas être l'œuvre d'une diastase spéciale (saponase). La matière grasse disparaît, en effet, et progressivement, dans les tissus de l'embryon, mais la consommation de cette substance paraît toujours réglée par les besoins de l'embryon. Parfois, la matière grasse disparaît au milieu des cellules et en des endroits déterminés. Cette disposition est parfaitement localisée et elle correspond toujours à la formation de tissus nouveaux (assise en palissade, vaisseaux en voie de formation, etc.). Il semble bien difficile d'admettre que l'existence de la saponase soit subordonnée à la loi de formation qui préside à la naissance des tissus.

Les études microchimiques ne sont pas encore assez avancées pour qu'on puisse toujours énoncer des conclusions absolues. Au moins, dans beaucoup de cas, l'observateur est obligé de suivre attentivement l'évolution d'une série de

réactions successives, qui ne diffèrent souvent entre elles que par des quantités de plus ou de moins. Il s'en suit que, dans l'énoncé de beaucoup de résultats, une large part doit être laissée à l'interprétation. C'est ce qui se produit au sujet des considérations suivantes :

1° De l'ensemble des observations que j'ai pu faire, il me paraît raisonnable d'admettre que les matières albuminoïdes, convenablement hydratées par les sucs de la plante, constituent un milieu dissolvant qui entraîne l'huile grasse formée dans les tissus jusque dans les réserves des graines. Au moment de la formation des graines d'aleurone qui sont, comme on le sait, des hydroleucites albuminifères desséchés, les matières albuminoïdes (cristalloïdes) se séparent, par perte d'eau, de la matière grasse qui peut alors se résoudre en gouttelettes.

Au moment de la germination de la graine, l'inverse se produirait et les matières albuminoïdes, ayant repris la quantité d'eau nécessaire, seraient susceptibles d'entraîner à nouveau la matière grasse.

2° Dans cet ordre d'idées, les matières albuminoïdes rempliraient le rôle de diastases. Dans l'étude de la germination des semences de Graminées (Blé, Maïs, etc.), qui doivent être considérées comme des graines oléagineuses (l'embryon et l'écusson), pourvues d'une réserve extérieure d'amidon (albumen), on trouve différents termes du degré de perfectionnement que peuvent atteindre les matières albuminoïdes pour pouvoir digérer les réserves :

a. Matières albuminoïdes de l'écusson chargées d'entraîner l'huile de réserve de cet écusson et l'amidon transitoire qui s'y dépose pendant la germination ;

b. Matières albuminoïdes de l'assise à gluten qui se répandent peu à peu sur la périphérie de l'albumen amylacé ;

c. Véritables diastases, de nature albuminoïde, secrétées par un épiderme spécial, et qui provoquent la digestion de la plus grande partie de l'amidon de réserve.

3° L'origine de l'amidon transitoire n'est pas déterminée.

Si l'on écarte, comme je l'ai fait, l'hypothèse de M. Sachs qui admet la formation de l'amidon de germination aux dépens de l'huile, pour attribuer le rôle prépondérant aux matières albuminoïdes, on arrive à formuler un certain nombre d'hypothèses toutes également plausibles :

a. L'amidon de germination provient des matières albuminoïdes de réserve par dédoublement.

b. L'amidon de germination provient de la transformation des matières cellulosiques (lamelle interne de Gilson) des cloisons cellulaires ;

c. La matière amylacée existe toute formée, dans les cellules, mais comme elle ne prend pas la forme figurée, elle échappe à l'action de l'iode.

II. Formation des huiles essentielles.

1° L'huile essentielle des fleurs se trouve généralement localisée dans les cellules épidermiques de la face supérieure ou interne des pétales ou des sépales. Mais ce produit peut exister dans les épidermes des deux faces, surtout lorsque les pièces florales sont en totalité ou en partie complètement abritées, dans le bouton, contre l'action de l'air et de la lumière. La face inférieure ou externe, des pétales ou des sépales, renferme ordinairement des composés du tannin ou des pigments.

Certaines fleurs (Tubéreuse, Muguet, etc.), renferment cependant un peu plus d'essence dans l'épiderme externe que dans l'épiderme interne.

2° L'huile essentielle qui s'élabore dans les feuilles s'accumule généralement dans les cellules épidermiques de la face supérieure ; elle peut même s'extravaser sous la cuticule. Fréquemment on trouve un peu d'essence dans l'épiderme de la face inférieure.

3° L'épiderme des tiges de certaines plantes odorantes (Labiées, Ombellifères) est également un lieu d'élection du parfum. Il en est de même pour l'épiderme du péricarpe de certains fruits (Ombellifères).

Les réactions microchimiques, on le sait, ne fournissent pas toujours des résultats absolus. Elles laissent, lorsqu'on a fait de longues observations, certaines impressions qui prennent dans l'esprit la force de vérité, mais qu'il est prudent néanmoins de ranger, jusqu'à nouvel ordre, dans la catégorie des hypothèses. Telles sont, au sujet du travail actuel, les considérations suivantes :

1° Il faut admettre que le pigment chlorophyllien, sans cesse soumis aux puissantes actions chimiques de l'assimilation, et sans cesse régénéré, abandonne un déchet, véritable produit de désassimilation, qui se transforme d'abord en composés tannoïdes intermédiaires, puis en huiles essentielles. Cette substance représente donc un produit d'excrétion.

2° La production de l'essence, aux dépens de la chlorophylle, peut se produire de différentes manières suivant les circonstances.

a. Dans les fleurs, la chlorophylle, qui se trouve primitivement dans le bouton, ne devant plus jouer aucun rôle, se transforme en huile essentielle. La production de l'essence se fait alors, de préférence, dans les parties du bouton, les mieux abritées contre l'air et la lumière, c'est-à-dire dans l'épiderme de la face interne ou des parties marginales de la face externe, des sépales ou des pétales.

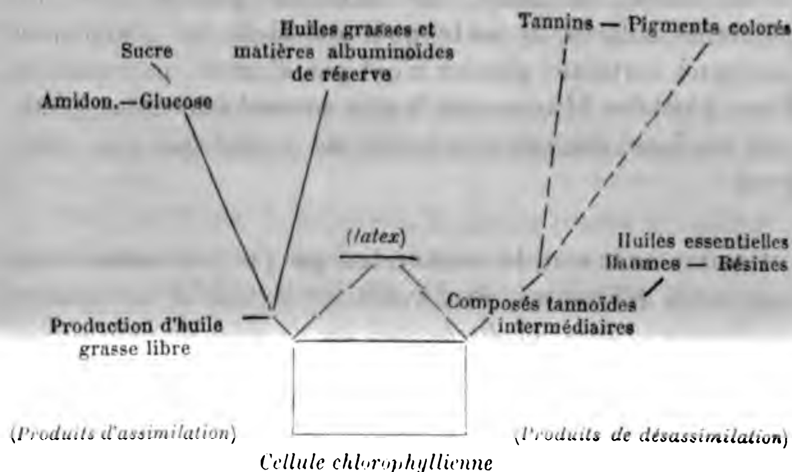
b. Si l'origine de l'essence est plus lointaine, c'est-à-dire si les composés tannoïdes arrivent déjà tout formés dans la fleur (Tubéreuse, Muguet, etc.), l'essence peut s'accumuler dans l'épiderme de la face externe des pièces florales du bouton, et cela d'autant plus facilement, que les huiles grasses et les sucs, qui existent en même temps dans les cellules, ont une tendance à se porter vers cette face externe.

c. Dans les feuilles, la transformation se fait sur place, ce qui explique que la plus grande quantité de l'essence produite s'accumule dans l'épiderme de la face supérieure, car c'est de ce côté de la feuille qu'il y a le plus de chlorophylle et que les radiations lumineuses agissent le plus.

glucoses et aux substances qui en dérivent, susceptibles elles mêmes, de venir également participer à la formation des réserves.

Enfin, il peut se former une sorte de production commune, le latex, où les substances d'assimilation, et celles de désassimilation, se trouvent parfois réunies.

On peut, si l'on veut, traduire cette répartition des substances, issues de la cellule chlorophyllienne, par le schéma suivant, dans lequel des lignes plus ou moins longues indiquent des transformations d'une durée plus ou moins grande.



Qu'il me soit permis, en terminant, d'adresser mes plus sincères remerciments à M. Gaston Bonnier, qui, non content de mettre à ma disposition toutes les ressources de ses Laboratoires de la Sorbonne et de Fontainebleau, soit pour les expériences, soit pour la culture des plantes, n'a cessé de m'adresser des encouragements de toutes sortes durant le cours de ce travail.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE VII.

Fig. 1. — *Ricin en voie de germination.* Coupe transversale passant par le milieu de la graine, montrant la localisation de l'huile grasse et des substances albuminoïdes de réserve dans un cotylédon *c*, et dans une portion de l'albumen *a*.

Fig. 2. — *Ricin en voie de germination.* Coupe longitudinale intéressant l'embryon *e*, et la base de l'albumen *a*.

Fig. 3. — *Arachide en voie de germination.* Coupe de l'albumen montrant la digestion des substances de réserve au niveau d'un vaisseau *v*.

Fig. 4. — *Chanvre en voie de germination.* Coupe transversale d'un cotylédon dans lequel l'assise en palissade est déjà très développée.

Fig. 5. — Coupe longitudinale d'un *grain de Blé* sur le point de germer; *g*, assise à gluten; *a*, albumen amylacé; *e*, épiderme absorbant sécrétant des diastases; *sc*, écusson rempli d'huile; *r*, radicule; *f*, *f*, premières feuilles.

Fig. 6. — Coupe longitudinale d'un embryon de *grain de Blé* à une phase très avancée de la germination; *g*, assise à gluten; *sc*, écusson presque entièrement dépourvu d'huile; *e*, épiderme absorbant dont les cellules cylindriques se sont considérablement allongées; *f*, feuille; *r*, *r'*, radicelles.

Fig. 7. — Coupe pratiquée dans une *olive* encore très jeune; *p*, pulpe renfermant de l'huile et de la chlorophylle; *m*, cellules scléreuses du mésocarpe; *a*, cellules de l'albumen renfermant déjà un peu d'huile et des matières albuminoïdes de réserve.

Fig. 8. — Coupe transversale pratiquée vers le milieu d'un *très jeune embryon de Blé;* *c*, couche verte; *o*, paroi de l'ovaire remplie d'amidon; *g*, cellules de l'assise à gluten. L'albumen n'est pas encore formé.

Fig. 9. — Coupe longitudinale du même embryon.

Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un *embryon de Blé* un peu plus âgé; *c*, couche verte; *o*, paroi de l'ovaire; *c*, embryon; *g*, assise à gluten; *r*, raphé par lequel arrivent les matières albuminoïdes qui pénètrent dans la cavité de l'albumen en traversant la couche verte un peu plus loin. L'albumen renferme déjà de l'amidon de réserve.

PLANCHE VIII.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'un pétale de *Rosa centifolia*. L'essence se trouve localisée dans les cellules épidermiques papilliformes de la face interne. Les cellules épidermiques externes contiennent des composés tannoïdes et des pigments.

Fig. 2. — Coupe longitudinale d'un pétale de *Viola odorata*, pratiquée près de la base de l'organe. L'essence localisée dans les cellules épidermiques de la face interne tient en dissolution une certaine quantité de pigment violet, qui se colore en rouge vif sous l'influence des réactifs.

Fig. 3. — Coupe schématique d'un bouton de *Lilium candidum* avec la distribution réciproque de l'essence et de la chlorophylle.

Fig. 4. — Coupe schématique d'un pétale isolé et un peu grossi du même échantillon.

Fig. 5. — Coupe transversale d'un pétale de *Convallaria maialis*. L'essence, légèrement tannoïde, se localise de préférence dans les cellules de l'épiderme externe.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un pétale du même échantillon pris à un état moins avancé. L'essence à peine formée est encore mélangée de produits tannoïdes d'origine chlorophyllienne.

Fig. 7. — Coupe transversale d'une pétale de *Polyanthes tuberosa*. L'essence existe en plus grande abondance dans les cellules de l'épiderme de la face externe que dans celles de l'épiderme de la face interne. Cette fleur renferme des tannins et de la matière grasse.

Fig. 8. — Coupe longitudinale d'un pétale de *Narcissus poeticus*. L'essence, bien élaborée, se rencontre dans les cellules épidermiques de la face interne et dans l'épiderme externe de la collerette. L'épiderme externe du pétale renferme de l'essence mélangée à des composés tannoïdes.

Fig. 9. — Coupe longitudinale d'un pétale d'*Hyacinthus orientalis*. L'essence est principalement localisée dans les cellules de l'épiderme interne, en particulier dans des cellules allongées en massue, situées vers l'extrémité du pétale. L'essence de l'épiderme externe est moins bien élaborée.

Fig. 10. — Coupe transversale du même.

Fig. 11. — Cellules en massue vues à un plus fort grossissement.

Fig. 12. — Coupe d'un sépale de *Mormodes punctatum*. L'essence, encore mal élaborée, est fortement mélangée de pigments rouges ou violets. Toutes les cellules du mésophylle renferment de la chlorophylle.

Fig. 13. — Coupe transversale d'un pétale pris dans un bouton à peine épanoui de *Mormodes punctatum*. L'essence est localisée en grande abondance dans l'épiderme interne. La chlorophylle occupe les cellules qui avoisinent le bord du pétale. Il y a même à cette place plusieurs rangées de cellules contenant de l'essence. Çà et là on aperçoit quelques raphides d'oxalate de chaux.

Fig. 14. — Coupe transversale d'une partie du labelle de *Mormodes punctatum*. L'essence est contenue dans les cellules épidermiques digitiformes de la face interne. Il en existe un peu moins dans les cellules aplaties de la face interne. On remarque beaucoup de granulations de cire dans les cellules du mésophylle.

Fig. 15. — *Mormodes Rolfeanum*. Coupe représentant quelques cellules très grossies, situées près de la marge d'un pétale. On distingue très bien la formation de l'essence aux dépens de la chlorophylle.

Fig. 16. — *Mormodes Rolfeanum*. Coupe d'une partie de gymnostème. L'essence semble se perdre peu à peu dans une frange de cellules nectarifères produisant du sucre et de la cire.

Fig. 17. — *Odontoglossum Boddaertianum*. L'essence, peu abondante dans les cellules épidermiques qui occupent la partie centrale des pétales, se trouve en plus grande quantité dans les cellules marginales du même épiderme.

Fig. 18-19. — *Odontoglossum Rossi*. Coupe pratiquée à deux niveaux différents d'un même pétale. Les cellules épidermiques plus allongées que d'ordinaire ne renferment aucune trace d'essence. La plante est inodore.

Fig. 20. — *Vandas suavis*. Coupe d'un pétale. L'essence envahit plusieurs rangées de cellules en épaisseur et il y a tendance à la formation de véritables amas odorants.

PLANCHE IX.

Fig. 1. — Coupe transversale d'un pétale de *Citrus Aurantium*. L'essence véritable de Néroli se trouve localisée dans les cellules épidermiques papilliformes de la face interne. L'essence contenue dans l'épiderme externe est mélangée de composés tannoïdes. Les poches sécrétrices renferment une troisième sorte d'essence. Çà et là, dans le mésophylle et principalement dans le voisinage des vaisseaux *v*, on voit des cellules contenant un tannin particulier.

Fig. 2. — Poche sécrétrice de *Citrus Aurantium* vue à un plus fort grossissement.

Fig. 3. — Coupe pratiquée dans l'écorce d'un jeune fruit de *Citrus Aurantium*. Les poches sécrétrices sont disposées sur plusieurs rangées.

Fig. 4. — Feuille du *Pelargonium quercifolium*. L'essence se trouve localisée dans des poils sécréteurs de différentes formes et dans les cellules épidermiques des deux faces. L'essence élaborée par les cellules de l'assise en palissade et qui s'amasse dans les cellules épidermiques externes est davantage mélangée de produits tannoïdes.

Fig. 5. — Coupe de tige de *Chærophyllum aromaticum*. Indépendamment de l'essence localisée dans les cellules de l'épiderme, il s'en forme d'autres à l'intérieur de l'écorce, qui s'accumule dans les canaux sécréteurs placés en arrière des amas de collenchyme.

Fig. 6. — Fragment de feuille de *Chærophyllum aromaticum*. L'essence élaborée dans les tissus en palissade de la face supérieure de la feuille, se concrète en masses tabulaires allongées sous la cuticule.

Fig. 7. — Coupe d'un fruit de *Myrrhis odorata*. L'essence est localisée dans toutes les cellules épidermiques. Il n'y a pas de bandelettes sécrétrices. L'albumen renferme des matières albuminoïdes de réserve et de l'huile grasse.

Fig. 8. — *Molopospermum*. Fragment de tige affectant la même disposition que dans le *Chærophyllum aromaticum*.

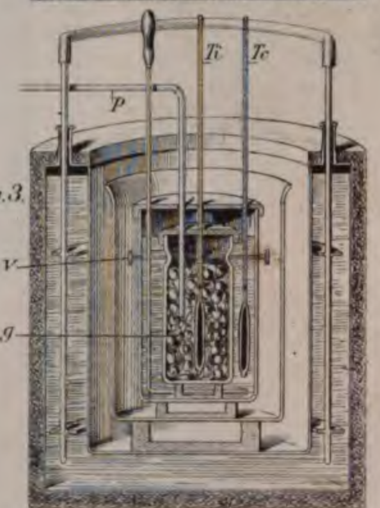
Fig. 9. — *Molopospermum*. Portion de fruit. Les bandelettes sécrétrices largement ouvertes, recueillent l'essence produite dans l'épaisseur de l'écorce, aux dépens du protoplasma chlorophyllien.

Fig. 10. — *Daucus Carota*. Fragment de fruit. Les bandelettes, de section triangulaire, situées à la base des piquants, recueillent l'essence formée dans les cellules de l'écorce. Entre les rangées de piquants se trouve une rangée de poils sécréteurs possédant, à leur base, plusieurs cellules sécrétrices.

Fig. 11. — *Thymus Serpyllum*. Portion de feuille montrant un poil sécréteur sphérique logé dans une dépression de la surface.

Fig. 12. — Portion de feuille d'*Origanum vulgare*. L'essence, fortement mélangé de produits tannoïdes, est élaborée par les cellules en palissade. Toutes les cellules chlorophylliennes élaborent en même temps de l'huile grasse.

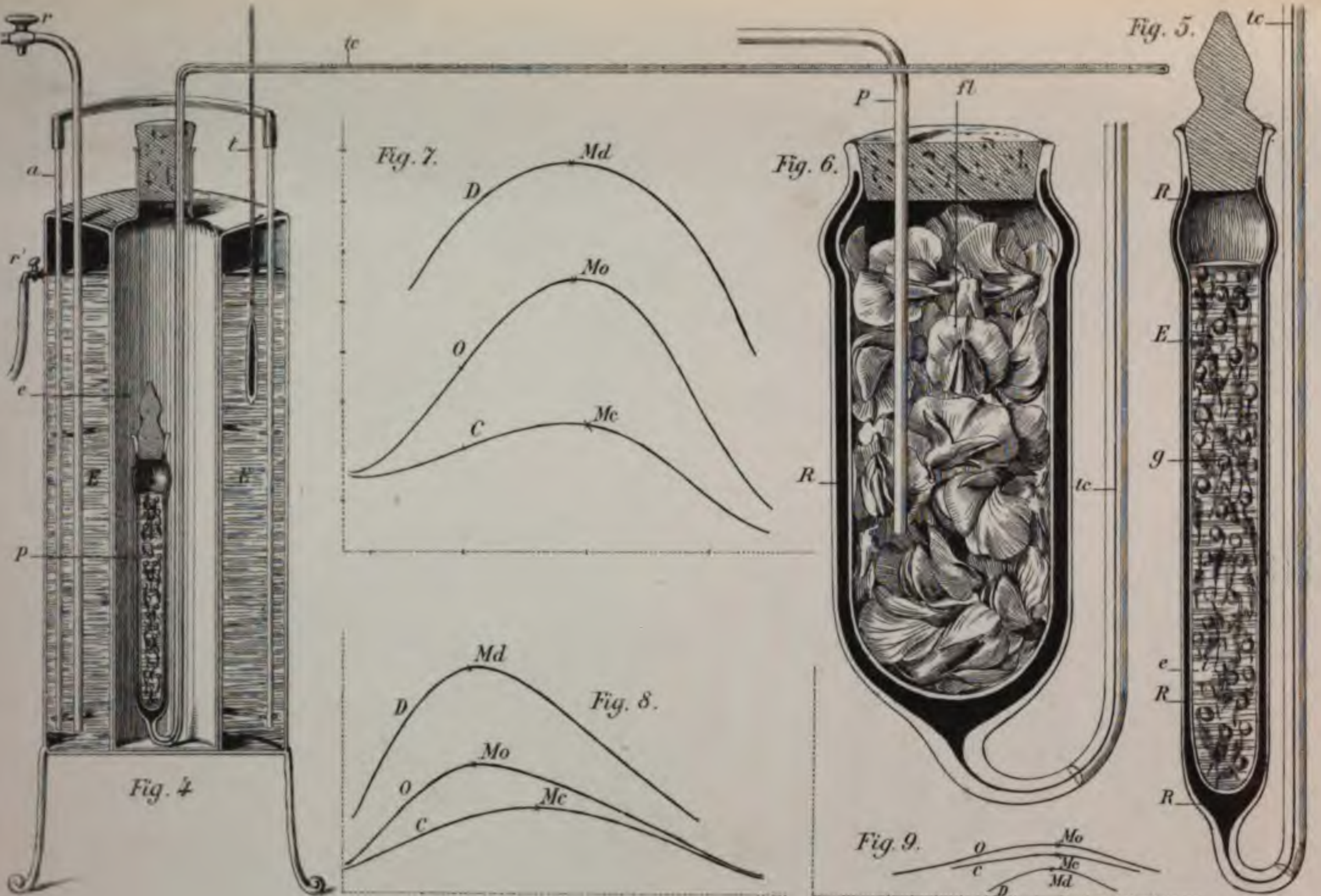
Fig. 13. — *Mentha rotundifolia*. Portion de tige montrant l'écorce localisée dans toutes les cellules épidermiques, indépendamment des poils sécréteurs qui peuvent exister sur la surface.

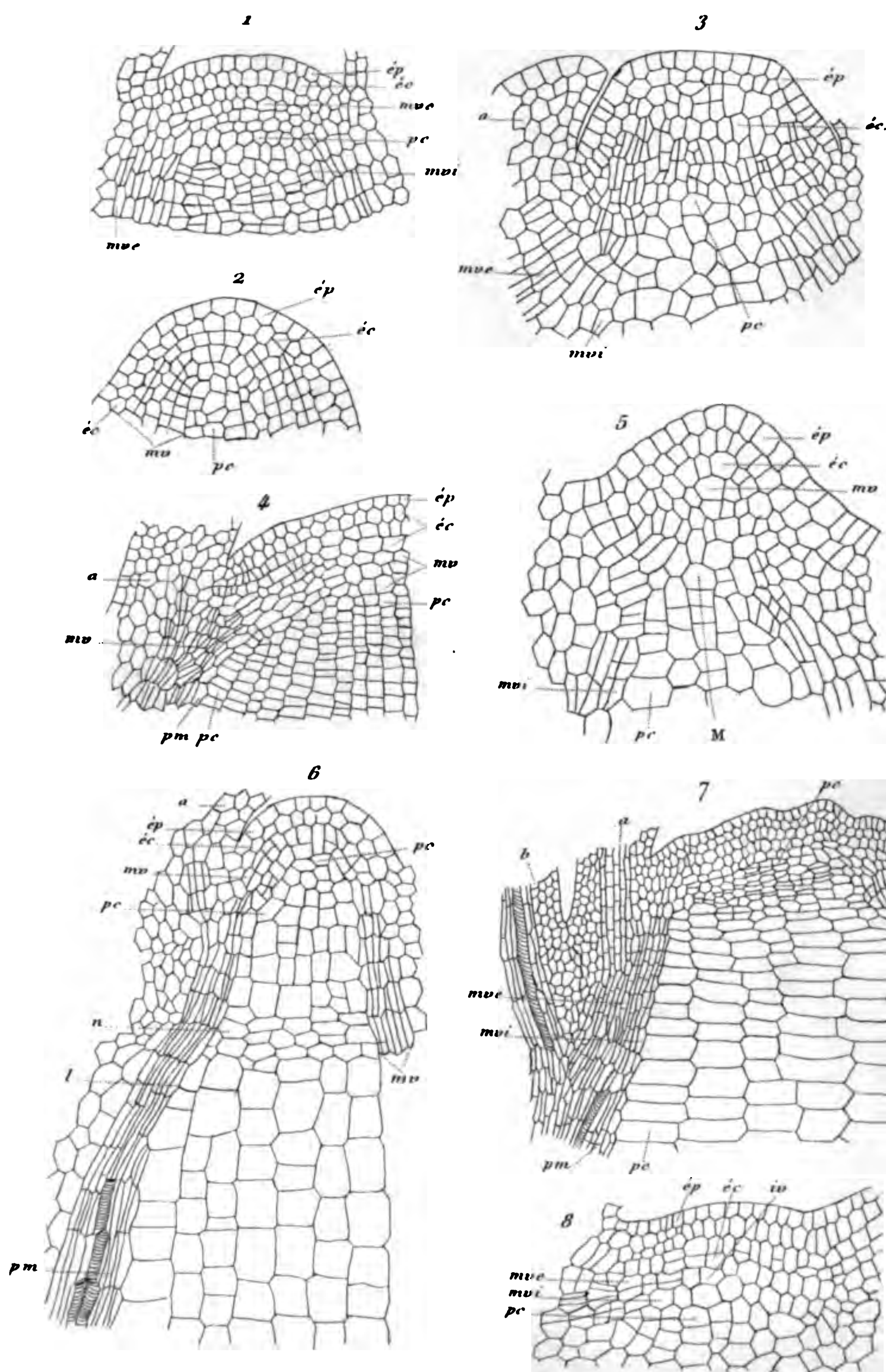




Sté des Impies Lemercier, Paris

Recherches sur la chaleur végétale


Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
r
r'
a
t
tc
e
E
P
p
fl
R
g
D
O
C
c
Md
Mo
Mc
Nillot del. et lit.
Ste des Impies Lemercier, Paris.

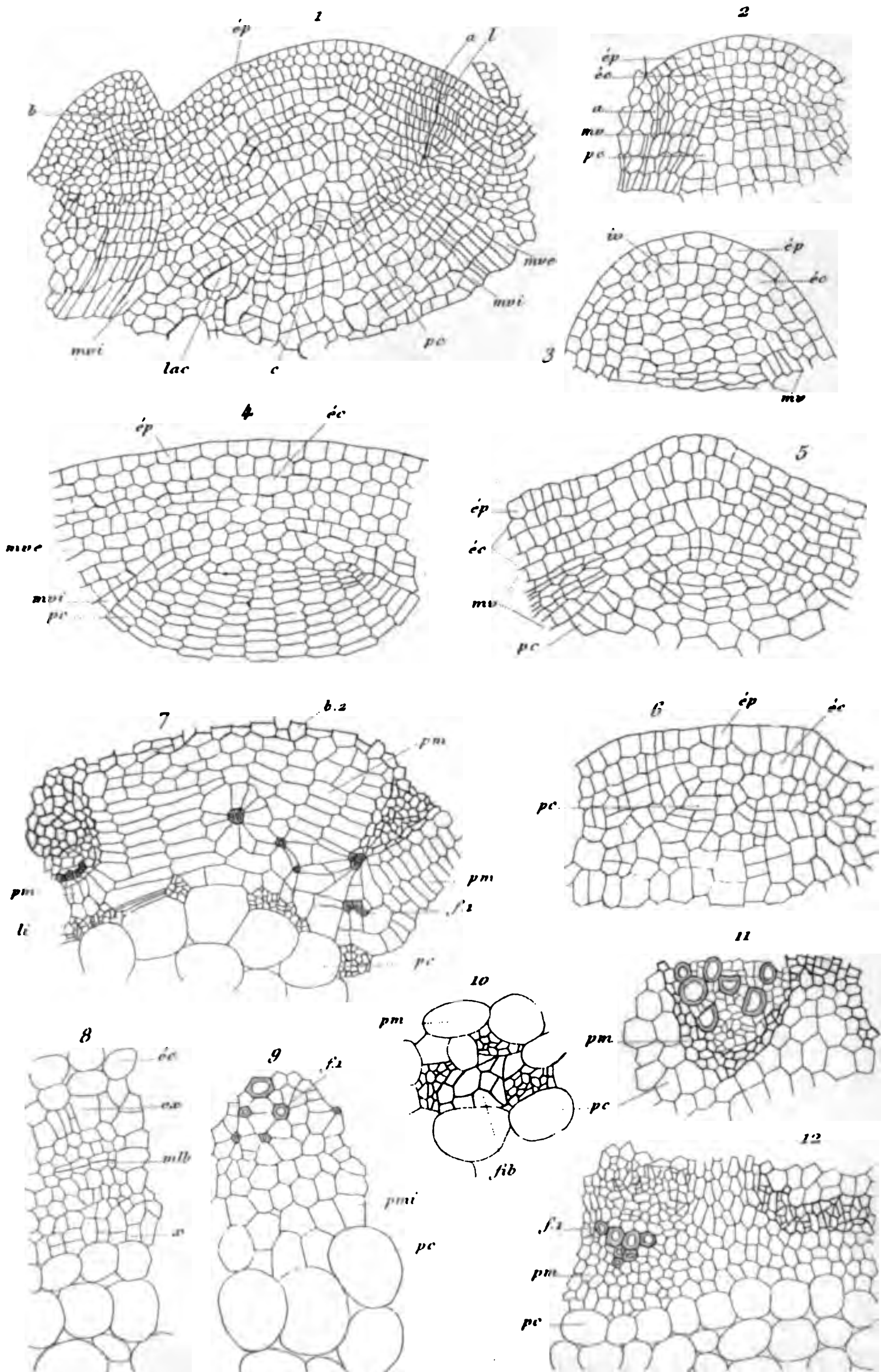


L. Flot del.

Himly sc

Recherches sur la zone périmédullaire.

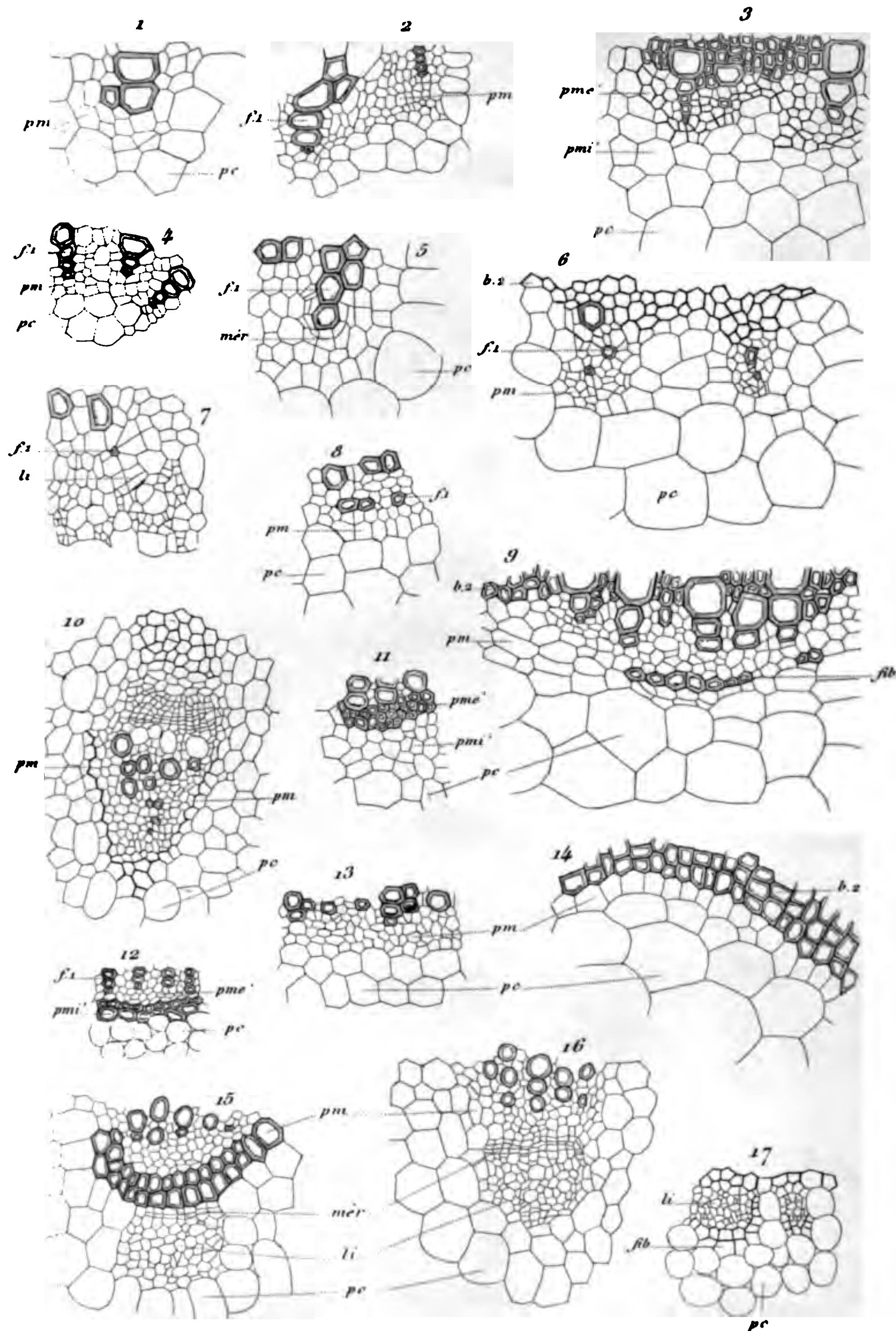
Imp. Lemercier et Cie Paris



L. Flot del. Himly sc.

Recherches sur la zone périmédullaire.

Imp. Lemercier et Cie Paris

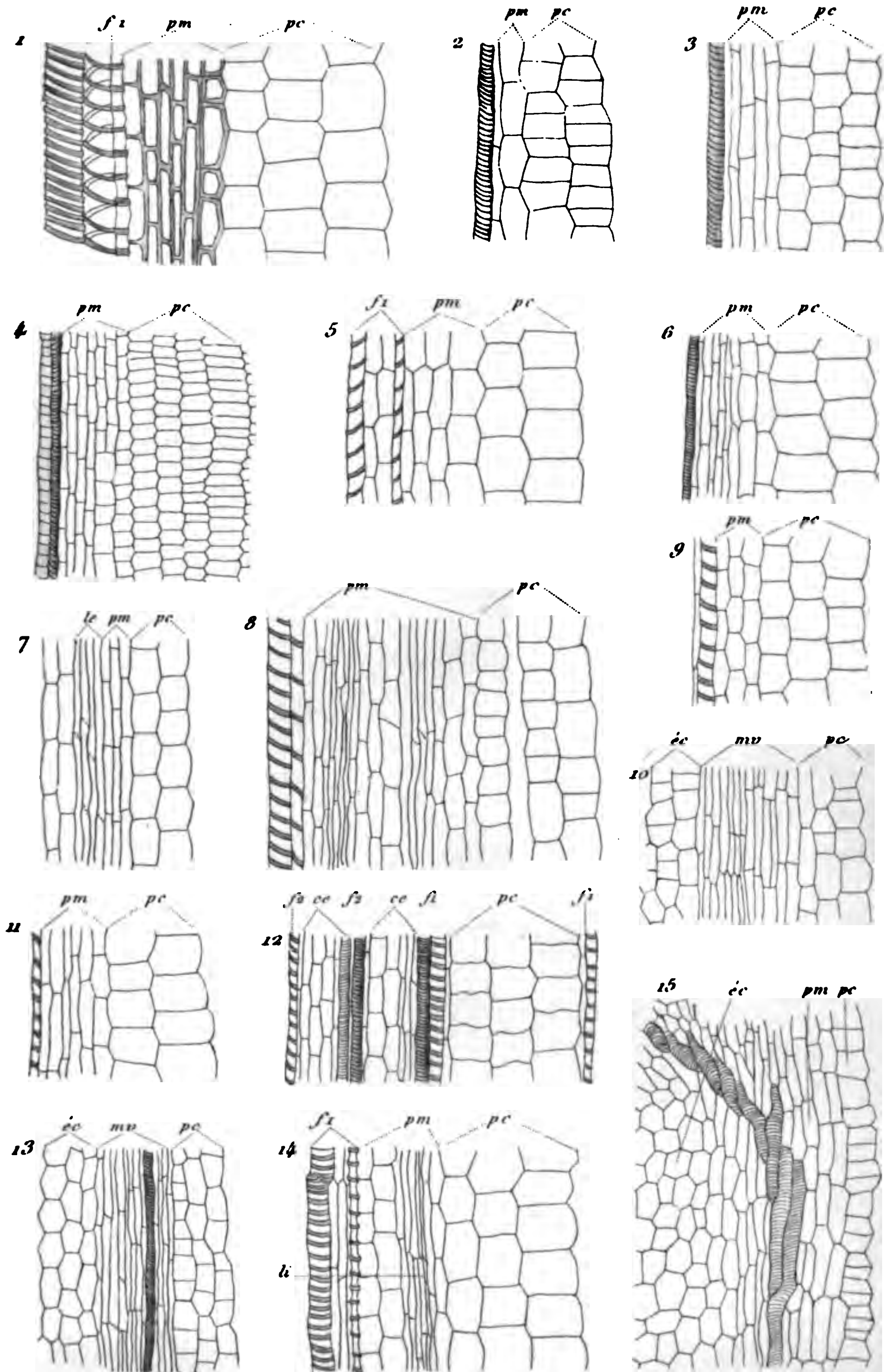


L. Flot del.

Himly sc.

Recherches sur la zone périmédullaire.

Imp. Lemercier et Cie Paris

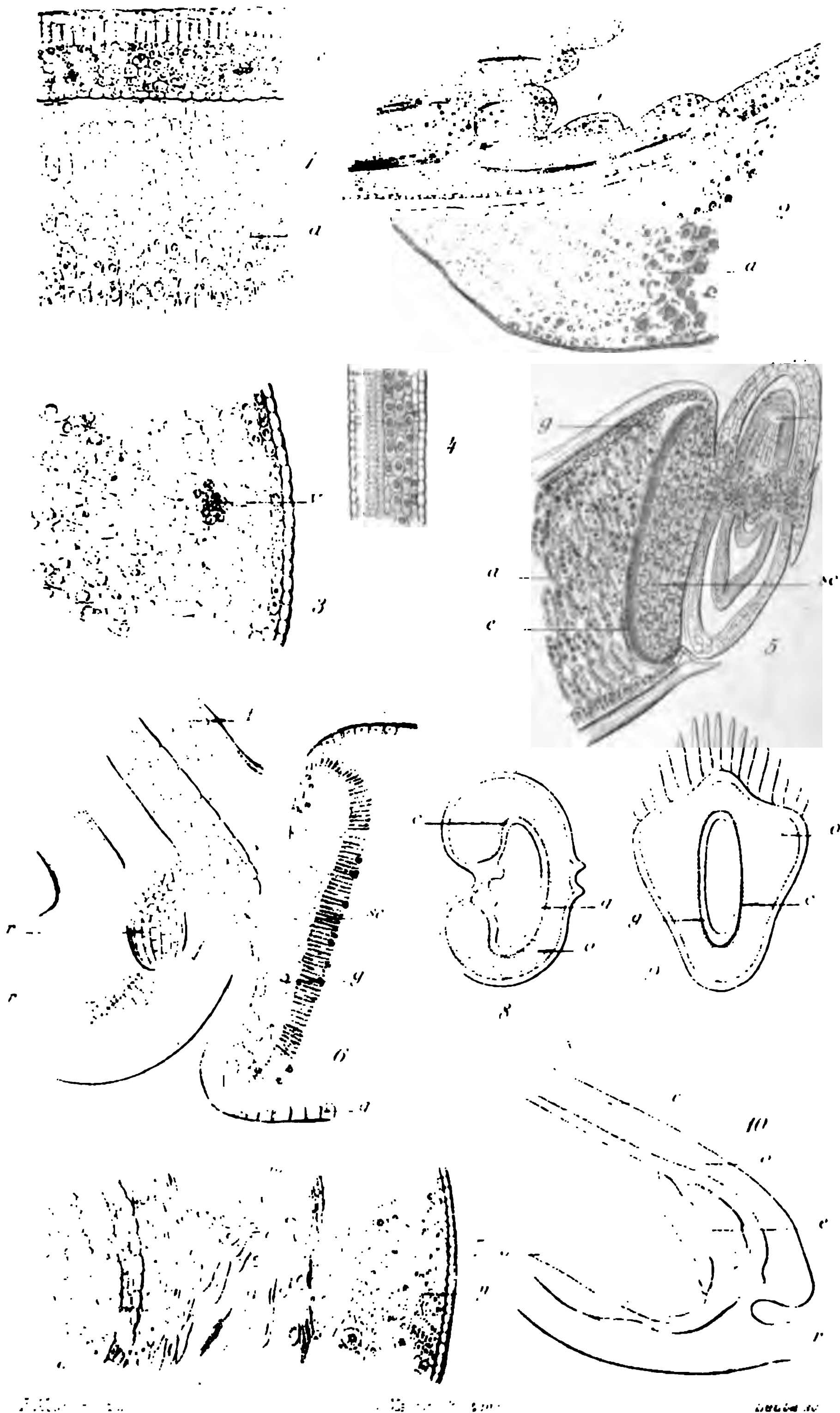


L. Flot del. Himly sc.

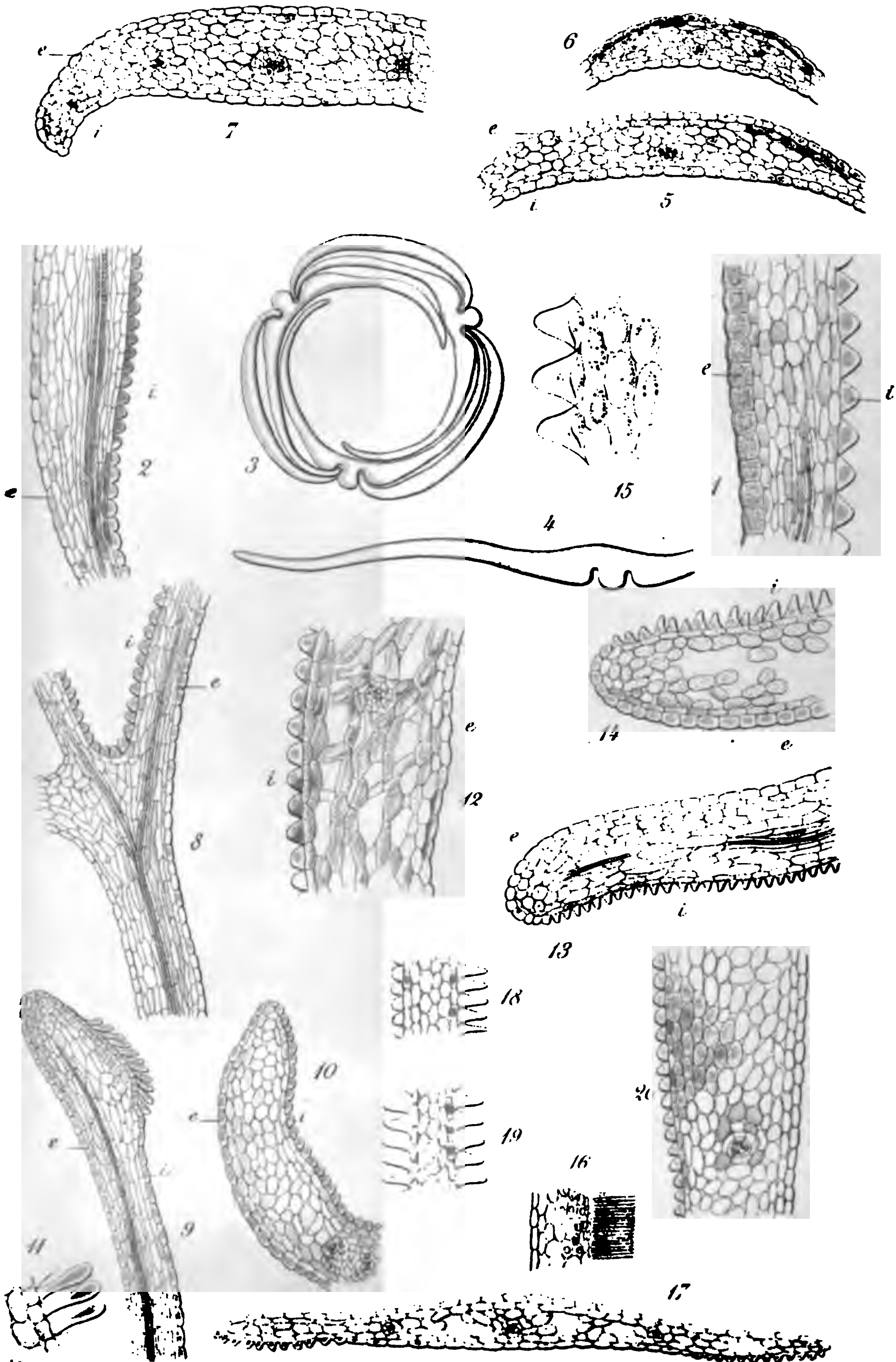
Recherches sur la zone périmédullaire.

Imp. Lemercier et Cie Paris



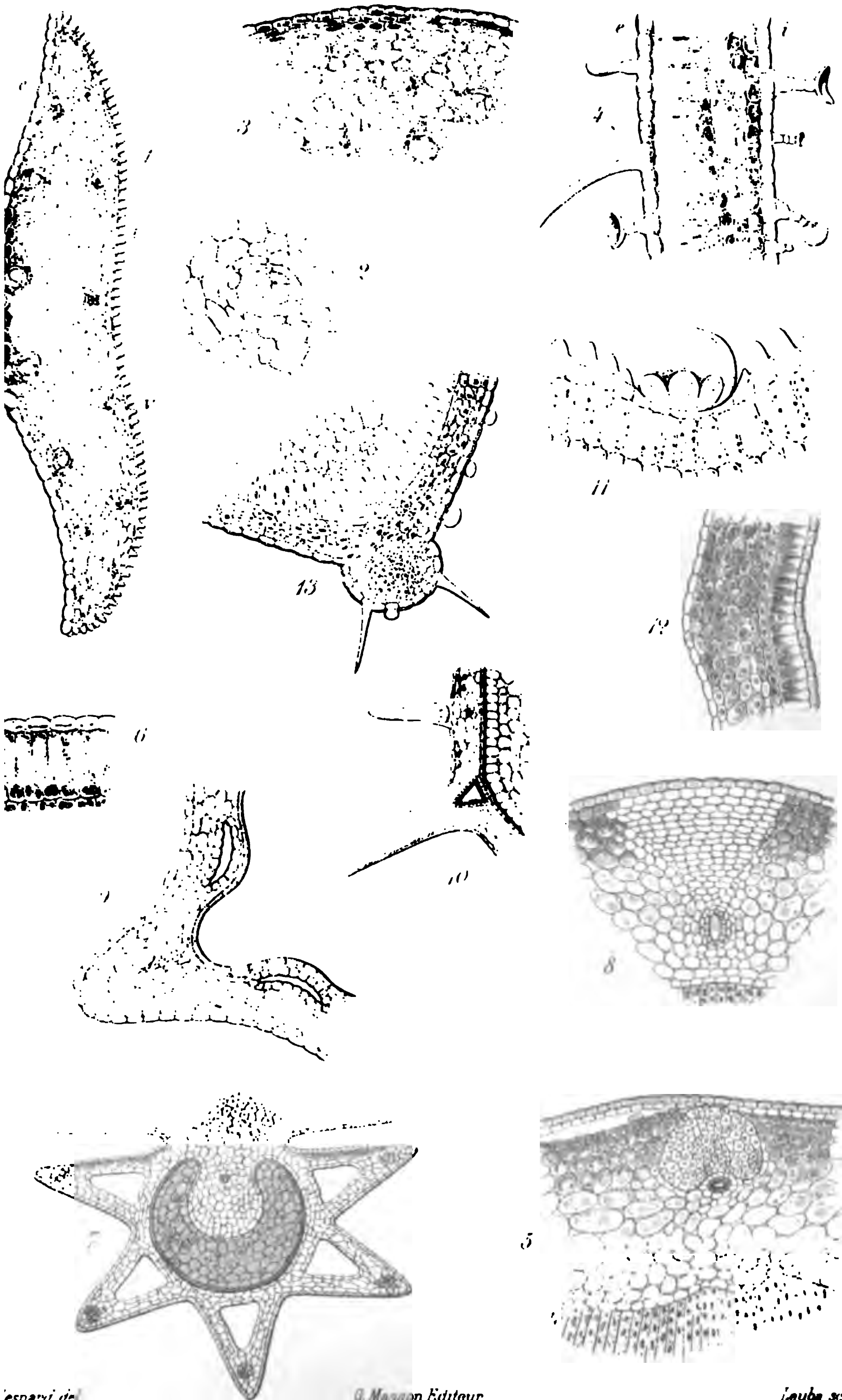


Localisation des Huiles grasses



Hiesnard del. G. Masson Editeur. Leuba sc.

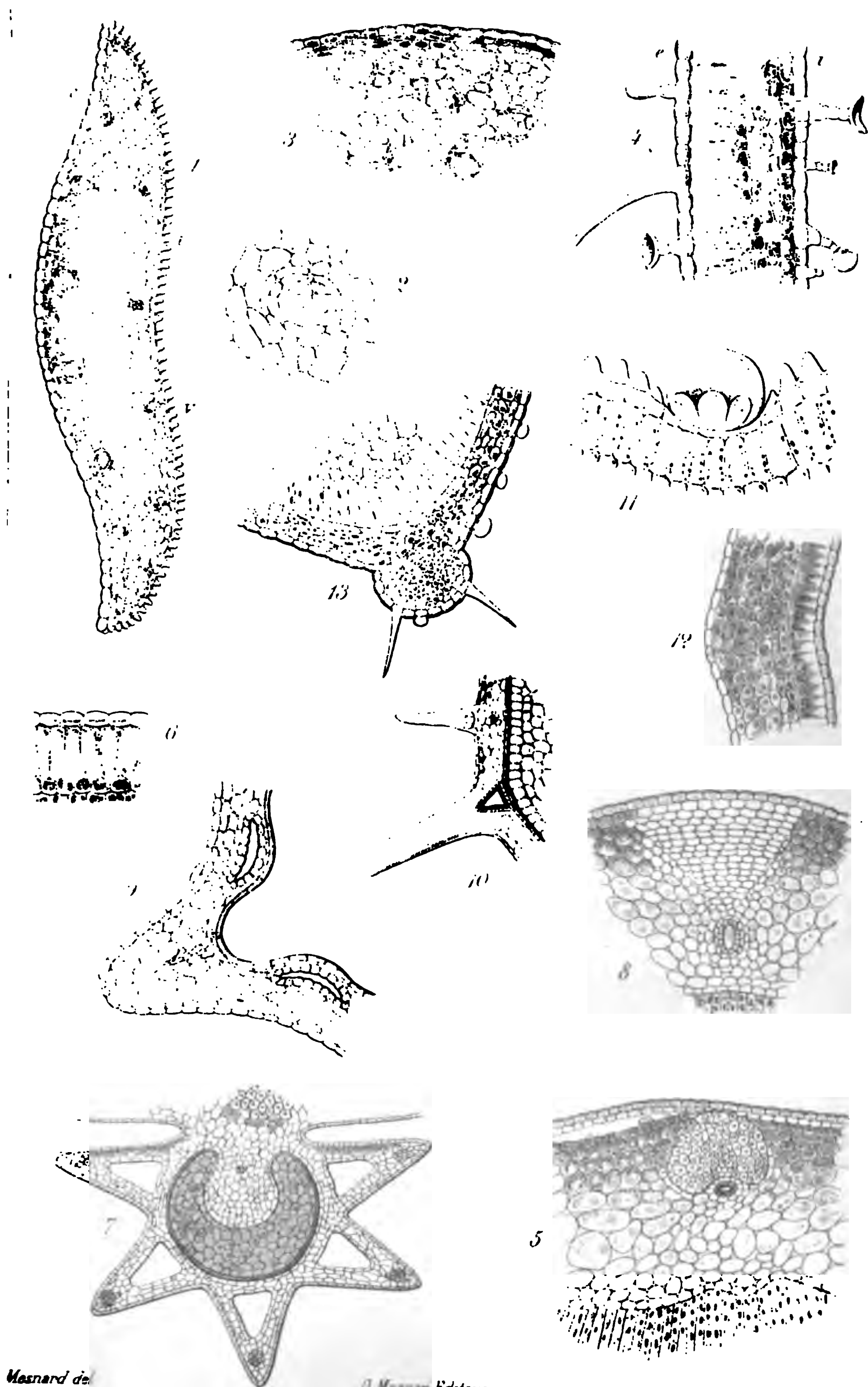
Localisation des Huiles essentielles.



...esnard del. G. Masson Editeur ...auba sc.

Localisation des Huiles essentielles.

Imp. Lemercier, Paris



Mesnard del. G. Masson Editeur Laube sc

Localisation des Huiles essentielles.

Imp. Lemercier, Paris



